

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Bc. Radka Čablová

# **Diverzita zooplanktonu tatranských jezer v prostoru a čase**

**Diversity of zooplankton of Tatras lakes in space  
and time**

Diplomová práce

Praha, září 2021

Vedoucí práce: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

## **PROHLÁŠENÍ**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 31. července 2021

Bc. Radka Čablová

## PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Martinu Černému, Ph.D., za podporu, pomoc a cenné rady v průběhu celé doby mého studia. Především mu ale chci poděkovat za přidělení tohoto tématu diplomové práce, neboť jen díky němu jsem měla možnost objevit pro mě nesmírně fascinující svět zooplanktonu pod mikroskopem.

Dále bych chtěla poděkovat RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D., a RNDr. Miloslavu Devetterovi, Ph.D., za pomoc s determinací některých druhů perlooček a vířníků.

Mé díky patří i Daně Čablové za trpělivé čtení této práce a korekturu textu.

Speciální poděkování bych ráda vyjádřila svému milovanému muži Adamovi nejen za cenné rady ve statistice, ale především za to, že při mně stál po celou dobu mého studia, trpělivě mi naslouchal, držel mě za ruku při nezdarech a dokázal mě plně zastoupit v péči o naše tři děti, kdykoli to bylo potřeba.

Mé nekonečné díky za trpělivost a pochopení patří i mým třem dětem, Madlence, Samíkovi a Benjamínkovi.

# ABSTRAKT

Tato diplomová práce je první výzkumnou studií, která hodnotí druhové složení, druhovou bohatost i druhovou abundanci zooplanktonu v litorálních vzorcích 90 tatranských ples (Západní a Vysoké Tatry Slovenska a Polska), odebraných v září roku 2004, v kontextu environmetálních parametrů jezer a prostorových vztahů jednotlivých ples.

Nejčastěji se vyskytující druhy v tatranských plesech v roce 2004 byly hodnoceny i z hlediska jejich výskytu v jezerech před sto lety (Minkiewicz 1914, 1917 a Lityński 1913, 1917), během období acidifikace (Ertl & Vranovský 1964, Ertl et al. 1965, Hrbáček et al. 1974, Stuchlík et al. 1985) a během období zotavování ples z okyselení (Hořická et al. 2006, Sacharová et al. 2006). Vztahy mezi jednotlivými proměnnými byly analyzovány za pomoci Poissonovy regrese, shlukové analýzy s multinomickou regresí, kanonické korespondenční analýzy, Mantelových testů a vícenásobné negativně binomické regrese.

Výsledkem analýz bylo rozdělení jezer do čtyř shluků (A, B, C, D). Každý shluk byl tvořen jezery se stejnými environmentálními, prostorovými faktory a podobným druhovým složením. Třináct druhů zooplanktonu (*Acanthocyclops vernalis*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Arctodiaptomus alpinus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Daphnia longispina*, *Eucyclops serrulatus*, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus*, *Keratella hiemalis*, *Notholca labis*, *Polyarthra dolichoptera*), které se vyskytovaly alespoň v 10 z 90 zkoumaných ples, jsou, dle historických záznamů, typickými obyvateli tatranských ples. Kromě druhů *Keratella hiemalis* a *Polyarthra dolichoptera*, které byly až Hrbáčkem (1974) označeny za nejčastěji se vyskytující druhy vířníků tatranských jezer, osídlovalo zbylých 11 druhů zooplanktonu plesa v Tatrách již před více než sto lety (Minkiewicz 1914, 1917).

Z environmentálních faktorů bylo druhové složení zooplanktonu ovlivněno nejvíce morfometrií ples, druhová abundance chemickým složením jezerní vody ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al) a lesním charakterem povodí a druhová bohatost byla negativně korelována s nadmořskou výškou, skalnatým charakterem povodí a vysokými koncentracemi  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$ . Počet druhů zooplanktonu rostl s vyšším počtem druhů řas v jezerech a vyššími koncentracemi  $\text{NH}_4^+$ . Vliv polohy jezer na druhovou skladbu zooplanktonu se projevoval zejména vlivem zeměpisné délky na druhovou abundanci i druhovou bohatost, přičemž u druhové bohatosti měla významný vliv i zeměpisná šířka.

**Klíčová slova:** litorál, zooplankton, tatranská plesa, druhové složení, druhová abundance, druhová bohatost, environmentální a prostorové faktory, analýzy vztahů

# ABSTRACT

This thesis is the first of its kind that evaluates the species composition, species richness and species abundance of zooplankton in littoral samples of 90 Tatra lakes (Western and High Tatra of Slovakia and Poland) collected in September 2004 in the context of environmental parameters of lakes and spatial relationships of individual lakes.

The most frequently occurring species in the Tatra lakes in 2004 were also evaluated in terms of their occurrence in the lakes a century ago (Minkiewicz 1914, 1917 and Lityński 1913, 1917), during the period of acidification (Ertl & Vranovský 1964, Ertl et al. 1965, Hrbáček et al. 1974, Stuchlík et al. 1985) and during the period of recovery of the lakes from acidification (Hořická et al. 2006, Sacherová et al. 2006). Relationships between variables were analysed using Poisson regression, cluster analysis with multinomial regression, canonical correspondence analysis, Mantel tests and multiple negative binomial regression.

Using analyses, lakes were divided into four clusters (A, B, C, D). Each cluster consisted of lakes with the same environmental and spatial factors and similar species composition. Thirteen zooplankton species (*Acanthocyclops vernalis*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Arctodiaptomus alpinus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Daphnia longispina*, *Eucyclops serrulatus*, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus*, *Keratella hiemalis*, *Notholca labis*, *Polyarthra dolichoptera*), which were present in at least 10 of the 90 lakes surveyed, are, according to historical records, typical inhabitants of the Tatra lakes. Except for *Keratella hiemalis* and *Polyarthra dolichoptera*, which were identified by Hrbáček (1974) as the most frequently occurring species of *Rotifera* in the Tatra lakes, the remaining 11 species of zooplankton inhabited the Tatra lakes more than a century ago (Minkiewicz 1914, 1917).

Among the environmental factors, zooplankton species composition was most influenced by the morphometry of the lakes, species abundance by the chemical composition of the lake water ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al) and the forested nature of the catchment, and species richness was negatively correlated with altitude, the rocky nature of the catchment and high  $\text{Cl}^-$  and  $\text{K}^+$  concentrations. The number of zooplankton species increased with higher numbers of algal species in the lakes and higher  $\text{NH}_4^+$

concentrations. The influence of lake location on zooplankton species composition was mainly due to the effect of longitude on both species abundance and species richness, with latitude having a significant effect on species richness.

**Key words:** littoral, zooplankton, the Tatra Mountains, species composition, species abundance, species richness, environmental and spatial factors, relationship analyses

# OBSAH

<b>1. ÚVOD</b>	<b>9</b>
<b>2. HISTORIE VÝZKUMU ZOOPLANKTONU JEZER V TATRÁCH</b>	<b>12</b>
<b>3. ACIDIFIKACE TATRANSKÝCH JEZER</b>	<b>15</b>
3.1 PROCES OKYSELENÍ	16
3.2 DŮSLEDKY	17
3.3 ZOTAVENÍ	20
<b>4. MATERIÁL A METODY</b>	<b>25</b>
4.1 POPIS LOKALIT	25
4.2 ODBĚR A ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ	28
4.3 METODY ANALÝZY DAT	30
4.3.1 ÚPRAVA DAT PRO STATISTICKÉ ANALÝZY	30
4.3.2 STATISTICKÉ ANALÝZY	31
<b>5. VÝSLEDKY</b>	<b>39</b>
5.1 EXPLORAČNÍ ANALÝZA A TRANSFORMACE DAT	39
5.1.1 DRUHOVÁ BOHATOST	39
5.1.2 CHEMICKÉ PARAMETRY	41
5.1.3 DRUHOVÉ SLOŽENÍ FYTOPLANKTONU	44
5.1.4 DALŠÍ ENVIRONMENTÁLNÍ PARAMETRY	48
5.2 ANALÝZY VZTAHŮ	52
5.2.1 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DRUHOVOU BOHATOST	53
5.2.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍSLUŠNOST KE SHLUKU	56
5.2.3 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DRUHOVÉ SLOŽENÍ A ABUNDANCI	59
5.3 DRUHOVÁ BOHATOST ZOOPLANKTONU TATRANSKÝCH JEZER V ČASE	62
<b>6. DISKUZE</b>	<b>70</b>
<b>7. ZÁVĚR</b>	<b>79</b>
<b>8. SEZNAM LITERATURY</b>	<b>82</b>
<b>PŘÍLOHY</b>	



# 1. ÚVOD

Pohoří Tater se utvářelo během alpské orogeny, stejně jako Alpy, Pyreneje, Apeniny a Himaláje. Podoba Tater, jak je známe dnes, se ovšem začala vytvářet až mnohem později, a to vlivem glaciálních procesů. Pozůstatkem činnosti ledovců nejsou jen různorodé skalní reliéfy, ale i ledovcová jezera subalpínského a alpínského charakteru. Pro své specifické podmínky (vysokohorské klima a geologické podloží) se v rámci střední Evropy staly Tatry unikátním ekosystémem s mnoha endemickými druhy, ale také velmi citlivou oblastí vůči jakémukoli znečištění (Galas & Tończyk 2020). Krystalické horniny spolu s kyselými a málo vyvinutými půdami utvářejí oligotrofní charakter jezerní vody tatranských ples, přičemž odolnost hornin vůči procesům zvětrávání a nízká vyrovnávací kapacita půdy určuje náchylnost jezer k acidifikaci (Stuchlík et al. 1985, Kopáček et al. 2006b, Stuchlík et al. 2006, Galas & Tończyk 2020). Proces okyselení tatranských ples vyvrcholil v roce 1980, kdy emise oxidů síry ( $\text{SO}_2$ ), dusíku ( $\text{NO}_x$ ) a amoniaku ( $\text{NH}_3$ ) uvolňovaných do atmosféry dosahovaly svého maxima (Kopáček et al. 2001, Kopáček et al. 2004a, Kopáček & Veselý 2005, Sacherová et al. 2006, Kopáček et al. 2015, Galas & Tończyk 2020).

Počátky prvního limnologického průzkumu tatranských ples se datují do roku 1839 (Gregor & Pacl 2005), přičemž výzkum zooplanktonu jezer započal Wierzejski v roce 1881 (Ertl & Vranovský 1964, Hrbáček et al. 1974, Hořická et al. 2006, Sacherová et al. 2006). Během následujících let byla tatranská jezera zkoumána z mnoha hledisek (oživení jezer, chemické a morfometrické parametry jezer, půdní a vegetační pokryv, doba ledové pokrývky jezer), nicméně jejich výzkum se zintenzivnil s prvními náznaky změn pH jezerní vody v důsledku kyselých srážek a pokračoval i během zotavení jezer z acidifikace.

Druhová bohatost a druhové složení zooplanktonu jezer mohou být dle Sinclair et al. (2020), Havel & Shurin (2004), Cottenie et al. (2003) a Pinel-Alloul et al. (1995) ovlivněny podmínkami prostředí, vzdálenostmi a propojením jednotlivých stanovišť v prostoru, interakcemi jednotlivých druhů ve společenstvu (kompetice, predace) a také šířením druhů na nová stanoviště za pomoci větru, tekoucích povrchových vod, zvířat a v neposlední řadě i vlivem člověka (lodní doprava, turisté, rybáři). Zatímco práci zabývajících se vlivem lokálních faktorů je nepočítaně (Ptak et al. 2017, Stuchlík et al. 2017, Kapusta et al. 2018, Gądek et al. 2019, Kopáček et al. 2019), publikací

zabývajících se vlivem prostorového uspořádání (prostorové autokorelace, vliv propojenosti apod.) je mnohem méně. Pinel-Alloul et al. (1995) ve svém výzkumu diverzity zooplanktonních společenstev sousedících jezer v Quebecu neshledal vliv prostorového umístění jezer významným faktorem, který by ovlivňoval diverzitu zooplanktonu. Podobně zaměřenou studii provedl i Cottenie et al. (2003), který po tři roky zkoumal souvislost diverzity společenstev zooplanktonu 37 rybníků v Belgii s environmentálními a prostorovými proměnnými. Výsledkem této studie bylo úspěšné šíření druhů zooplanktonu do okolních rybníků povrchovým tokem. Odlišným, a jak se ukázalo, i zásadním faktorem v těchto dvou studiích byla vzdálenost mezi zkoumanými lokalitami a také celková plocha oblasti, která zahrnovala studovaná jezera či rybníky. U Cottenie et al. (2003) se nacházely všechny zkoumané rybníky ve stejné oblasti (2 km<sup>2</sup>) a sdílely stejný tok, zatímco u Pinel-Alloul et al. (1995) spolu sousedila vždy jen část jezer a celková plocha, na které se všech 54 zkoumaných jezer nacházelo, tvořila 3x10<sup>5</sup> km<sup>2</sup>. Sinclair et al. (2020) ve své studii zkoumal zooplankton 29 sousedících jezer v Kanadě, kde vliv prostorového uspořádání jezer na diverzitu zooplanktonních společenstev úzce souvisel s hloubkou jezer a množstvím kyslíku u dna. Shluky jezer mělčích se vyskytovaly v sousedství jezer s větší hloubkou, čímž určovaly distribuci druhů zooplanktonu typických pro tyto geomorfologické charakteristiky.

Ve své práci se snažím o komplexní zhodnocení environmentálních i prostorových faktorů na počet a druhovou strukturu zooplanktonu 90 jezer nacházejících se ve Vysokých a Západních Tatrách Slovenska a Polska, včetně jejich historického vývoje.

#### **Cíle práce:**

- Zhodnocení druhové skladby zooplanktonu vzhledem k environmentálním charakteristikám jezer
- Zhodnocení druhové skladby zooplanktonu v kontextu prostorových vztahů jednotlivých jezer
- Spojení obou analýz pro vyjádření podílu prostorové autokorelace a environmentálních charakteristik jezer na celkové variabilitě zooplanktonu jezer v horské oblasti

- Zhodnotit historické změny ve složení zooplanktonu v kontextu provedených analýz

Diplomová práce je rozčleněna na úvod s rešerší, metodiku, výsledky, diskusi a závěr. Literární rešerše shrnuje poznatky o výzkumu zooplanktonu tatranských ples od jeho počátků až do současnosti a o období acidifikace, které mělo zásadní vliv na změny druhové diverzity zooplanktonu jezer v Tatrách. Následuje popis zkoumaných lokalit, úpravy shromážděných dat a statistických metod, které byly použity ke zpracování dat. Kapitola výsledků zahrnuje explorační analýzy dat, analýzy environmentálních charakteristik a prostorových vztahů jezer ve vztahu k druhové diverzitě zooplanktonu jezer a srovnání recentní diverzity zooplanktonu s historickou. Diskuse a závěr se věnuje vysvětlení a zhodnocení výsledných podílů charakteristik jezer na druhovém složení, druhové bohatosti a abundanci zooplanktonu tatranských ples včetně historického srovnání výskytu jednotlivých druhů zooplanktonu v jezerech.

## 2. HISTORIE VÝZKUMU ZOOPLANKTONU JEZER V TATRÁCH

Vysokohorská jezera jsou, v důsledku své odlehlosti a velmi malého vlivu člověka na tyto ekosystémy, velmi dobrými ukazateli změn klimatu a znečištění ovzduší. Zájem o výzkum tatranských jezer, a to z mnoha různých hledisek, má dlouhou tradici (Štefková & Šporka 2001, Sacherová et al. 2006).

Prvním limnologickým průzkumem bylo v roce 1839 měření hloubky Štrbského plesa inženýrem K. Cornidesem. O 25 let později zveřejnil geodet a matematik K. Kořistka první podrobnou vrstevnicovou mapu Vysokých a Belianských Tater v měřítku 1:100000. Zájem o mapování tatranských ples rostl a vyústil v první limnologickou příručku sepsanou O. Dubem v roce 1953, která zahrnovala podrobná mapování tatranských ples tachymetrií. Následovala spolupráce Výzkumné stanice Správy TANAPu, Ústavu hydrologie SAV a Katedrou geodezie STU, která novým mapováním v letech 1961-1964 odstranila nepřesnosti způsobené tachymetrickým mapováním. V následujících letech byla morfometrie jezer doplněna o batymetrická měření, data z hydrologických výzkumů a v konečné podobě i o přesné nadmořské výšky jezer (Gregor & Pacl 2005).

Výzkum zooplanktonu tatranských ples byl započat již ve druhé polovině 19. století, limnologickými odborníky Wierzejskim (1881, 1882, 1883) a Dadayem (1896), jež byli následováni Minkiewiczem (1914, 1917) a Lityńskim (1913, 1917, 1923) (Ertl & Vranovský 1964, Hrbáček et al. 1974, Hořická et al. 2006, Sacherová et al. 2006). Již první práce se zabývaly vlivem nadmořské výšky a polohy jezer (sever, jih) na druhové složení zooplanktonu (Hořická et al. 2006). Následoval výzkum chemického složení vody šestnácti jezer v polských Tatrách Stangenbergem (1938) a průzkum bentické fauny tatranských ples Hrabětem (1939, 1940, 1942) (Kopáček et al. 2001, 2004a, 2006a, Sacherová et al. 2006, Stuchlík et al. 2017, Vrba & Rulík 2017). Díky zvyšujícímu se zájmu o dlouhodobý výzkum tatranských jezer vznikly dvě výzkumné skupiny vědců ze Slovenska (vedené Dr. Ertlem, později Dr. Vranovským) a z České republiky (vedené Dr. Fottem) (Štefková & Šporka 2001). Pozdější studie o zooplanktonu tatranských ples se dle Hořická et al. (2006) věnovaly jeho kvantitativnímu hodnocení (Ertl 1963, Ertl & Vranovský 1964, Ertl et al. 1965, Juriš et al. 1965), vertikální distribuci a sezónní dynamice (Woźniczka 1965), vlivu introdukce

ryb na druhovou diverzitu zooplanktonu (Gliwicz 1963), popisu výskytu jednotlivých druhů (Hrbáček et al. 1974) či popisu vznášivek ze Slovenských Tater (Brtek 1977).

První známky poklesu pH srážek v důsledku emisí sloučenin síry (S) a dusíku (N) ze spalování fosilních paliv byly zaznamenány v 50. letech v USA a o pět let později i v Evropě (Stuchlík et al. 1985). Na základě průměrných hodnot síranů a dusičnanů ve vodě tatranských jezer naměřených Stangenbergerem (1938) v období před acidifikací mohly být později identifikovány první změny chemického složení a pokles pH vody v tatranských jezerech související s rychlým nástupem acidifikace v důsledku antropogenní činnosti (Kopáček et al. 2001, 2004a, 2006a, Stuchlík et al. 2006a, Stuchlík et al. 2017). Dlouhodobý výzkum procesu acidifikace jezer v Tatrách a jejího vlivu na chemické složení vody a zooplankton jezer započal v roce 1978 týmem vědců z katedry hydrobiologie, Univerzity Karlovy v Praze a následně se do tohoto výzkumu přidali i vědci z Hydrobiologického institutu České Akademie věd z Českých Budějovic (Stuchlík et al. 1985, Fott et al. 1987, 1992, Kopáček & Stuchlík 1994, Kopáček et al. 1998; Vyhnálek et al. 1994, Lukavský 1994 a Kopáček et al. 1996 viz Fott et al. 1994; Štefková & Šporka 2001, Stuchlík et al. 2017). Stuchlík na začátku 80. let 20. století zmapoval většinu jezer ležících ve Slovenské části Tater (1981 – 177 jezer, 1982 – 191 jezer, 1983 – 157 jezer) z hlediska pH, alkalinity a vodivosti, kterou v roce 1984 doplnil iontovým zastoupením 53 ples (Stuchlík et al. 1985, Fott et al. 1994 a Kopáček & Stuchlík 1994 viz Kopáček et al. 2006a; Stuchlík et al. 2006). Naproti tomu Henriksen v roce 1991 zkoumal chemii většiny jezer v Polské části Tater (Henriksen et al. 1992 viz Kopáček et al. 2006a). V roce 1992 byl proveden průzkum 110 jezer (Stuchlík, nepublikované údaje viz Kopáček et al. 2006a), z nichž bylo v letech 1993 a 1994 vybráno a opětovně vzorkováno 89 jezer na iontové zastoupení, formy fosforu, organického uhlíku, organického dusíku, chlorofylu-*a* a množství živin (Kopáček et al. 2000 dle Kopáček et al. 2006a; Stuchlík et al. 2006). Tyto poznatky vedly vědce k zapojení se do mezinárodních projektů pro výzkum acidifikace horských jezer napříč celou Evropou. Týmy vědců z pražské Katedry parazitologie a hydrobiologie i z Hydrobiologického institutu v Českých Budějovicích se v roce 1993 zapojili do spolupráce s ostatními Evropskými zeměmi v rámci projektu AL:PE 2 (Remote Mountain Lakes as Indicators of Air Pollution and Climate change.). Tento projekt, ve kterém bylo zapojeno 16 institutů z 11 evropských zemí, navazoval na mezinárodní projekt AL:PE (Acidification of Mountain Lakes: Paleolimnology and Ecology) z roku 1991. Cílem projektu AL:PE 2 bylo posouzení míry okyselení 19

horských jezer v Evropě v důsledku kyselých srážek. Z tatranských ples byla do výzkumu zapojena dvě jezera nacházející se ve slovenské části Tater a sice Starolesnianske pleso a Nižné Terianske pleso. Navazujícím projektem byl v letech 1996–1999 projekt MOLAR (Mountain Lake Research – Measuring and modeling the dynamic response of remote mountain lake ecosystems to environmental change). Projekt, ve kterém spolupracovali vědci 24 institucí ze 13 evropských zemí, měl na základě výsledků z projektů AL:PE za cíl vyvinout modely, které by zaznamenávaly změny v chemickém složení vody, cyklu živin i struktuře společenstev jezer způsobené acidifikací (Štefková & Šporka 2001). Tým J. Kopáčka v rámci probíhajícího projektu MOLAR v letech 1996–1998 odebral 40 vzorků jezerních sedimentů ve slovenských i polských Tatrách a analyzoval je na obsah živin a kovů (Kopáček et al. 2006a). V návaznosti na tyto projekty, které umožnily získat poznatky o chemii, biotě (rozsivkách, zooplanktonu, bentické fauně, rybách a potravních řetězcích) a historii jezer, a tak porozumět struktuře horských jezerních ekosystémů, vznikly projekty EMERGE (European Mountain Lake Ecosystems: Regionalisation, Diagnostic & Socio-economic Evaluation), RECOVER 2010 (Environment Project of European Commission) a EUROLIMPACS (Štefková & Šporka 2001, Kopáček et al. 2004a, Sacharová et al. 2006, Granados and Toro 2000 a Brancelj et al. 2009 viz Stuchlík et al. 2017). V letech 2000 a 2001 byly v rámci projektu EMERGE odebrány a analyzovány vzorky vody a především sedimentu z celého povodí 49 alpských jezer, z nichž některá doposud chybějící komplexní data o půdách jezer v alpském pásmu byla použita pro predikční model MAGIC (Modelling the Acidification of Groundwater in Catchments), což umožnilo vyhodnotit, na základě interakcí jezerní vody s okolní půdou v jejím povodí (již Hrbáček et al. 1974 hovoří o pravděpodobné souvislosti odlišných hodnot pH některých jezer s různým charakterem půd v povodí), předchozí i budoucí změny související s kyselou atmosférickou depozicí (Cosby et al. 1985, Stuchlík et al. 2002, Kopáček et al. 2004a, 2004b; Kopáček et al. 2003 viz Kopáček et al. 2006a, 2006b). Výzkum zotavujících se jezer probíhal v letech 1992–2016 prakticky každoročně (Kopáček et al. 2016).

### 3. ACIDIFIKACE TATRANSKÝCH JEZER

Chemické složení vody horských jezer a její náchylnost k acidifikaci jsou určovány především jejich geologickým podložím a charakterem půd v povodí (Stuchlík et al. 1985, Kopáček et al. 2006b, Stuchlík et al. 2006, Galas & Tończyk 2020). Krystalické podloží Tater tvoří v západní části masivu především granodioritová žula, rula a slída, zatímco Vysoké Tatry jsou tvořeny granitoidy (biotitické granodiority až tonality) (Gorek & Kahan 1973 a Nemčok et al. 1993 viz Kopáček et al. 2006a, 2006b; Stuchlík et al. 2006, Galas & Tończyk 2020). Půdy v oblasti tatranských jezer jsou převážně kyselé. Oblast alpských luk je charakteristická mělkým nevyvinutým podsolem, leptosolem a regosolem, lesy jsou typické humuso-železitým podsolem a pod kameny suťových oblastí nalezneme půdy řídké (Kopáček et al. 2015). Turismus i jakékoli využívání luk a půdy byly v oblasti tatranských ples od 50. let 20. století zakázány (Stuchlík et al. 2006). Přímý vliv člověka na tyto horské ekosystémy byl téměř nulový (Křeček et al. 2006), s nástupem průmyslové revoluce v polovině 19. století však docházelo nejprve k pomalému nárůstu emisí zejména oxidu siřičitého ( $\text{SO}_2$ ), oxidů dusíku ( $\text{NO}_x$ ), a amoniaku ( $\text{NH}_3$ ) uvolňovaných do atmosféry a od poloviny 20. století pak k velmi rychlému, takřka exponenciálnímu nárůstu těchto sloučenin, jež vyvrcholil v 80. letech 20. století (Kopáček et al. 2001, Sacherová et al. 2006, Kopáček et al. 2004a, Kopáček & Veselý 2005, Kopáček et al. 2015, Galas & Tończyk 2020). Československo tvořilo společně s Německem a Polskem v roce 1980 tzv. Černý trojúhelník, tedy státy, které se pyšnily bohatými zásobami uhlí, mnoha elektrárnami, chovem dobytka i výrobou a hojným používáním dusíkatých hnojiv k intenzifikaci zemědělství, ale také největšími emisemi  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_x$  a  $\text{NH}_3$  ve střední Evropě (Kopáček et al. 1998, Kopáček & Veselý 2005, Kopáček et al. 2015). V oblasti Černého trojúhelníku byly zaznamenány vůbec nejvyšší koncentrace  $\text{SO}_2$  v ovzduší v Evropě ( $\sim 800 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$ ) (Barret et al. 1995 viz Kopáček et al. 1998). Hodnoty emisí  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_x$  a  $\text{NH}_3$  v Československu v roce 1850 dosahovaly velmi nízkých hodnot ( $< 10$ ,  $< 5$ , a  $33 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$ ), přičemž na svém vrcholu, v roce 1980, dosahovaly  $\sim 380$ ,  $\sim 180$  a  $\sim 80 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$  v Československu (Kopáček et al. 2002, Kopáček & Veselý 2005). Dle Fotta et al. 1994 byla jezera v Tatrách, v důsledku své vyšší nadmořské výšky a odlehlosti, zasažena acidifikací o něco později než jezera nacházející se na Šumavě (Kopáček et al. 1998, Kopáček et al. 2004a).

### 3.1 PROCES OKYSELENÍ

Proces okyselení vodního i půdního prostředí kyselými srážkami nastal v důsledku emisí  $\text{SO}_2$  a  $\text{NO}_x$ , jež se do atmosféry dostávaly spalováním fosilních paliv (teplárny a elektrárny) a emisí amoniaku ( $\text{NH}_3$ ) ze zemědělské produkce (Stuchlík et al. 1985, Kopáček & Veselý 2005, Braun et al. 2013, Kopáček et al. 2015). V ovzduší se  $\text{SO}_2$  oxidací mění na sírany ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) nebo kyselinu sírovou ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) a  $\text{NO}_x$  na nitráty ( $\text{NO}_3^-$ ) či kyselinu dusičnou ( $\text{HNO}_3$ ), které v důsledku nedostatku alkalických částic v ovzduší okyselují srážkovou vodu (Braun et al. 2013).

Pokles pH srážek ( $<4.5$ ) v padesátých letech 20. století byl nejdříve zaznamenán v USA a Severní Evropě. Následovaly další země Evropy včetně tehdejšího Československa. Ukázalo se, že mezi nejvíce zasažené jezerní ekosystémy patřila plesa s žulovým a krystalickým podložím, která mají nízkou kyselinovou neutralizační kapacitu (KNK) (Stuchlík et al. 1985). KNK je dle Helliwell (2014) definována jako rozdíl obsahu bazických kationtů (vápník ( $\text{Ca}^{2+}$ ), hořčík ( $\text{Mg}^{2+}$ ), sodík ( $\text{Na}^{2+}$ ), draslík ( $\text{K}^{2+}$ ) a aniontů kyselin (chlorid ( $\text{Cl}^-$ ), síran, dusičnan) v povrchových vodách. Tento rozdíl popisuje reakci vod na přísun kyselin (Helliwell 2014). Voda vysokotatranských jezer je charakteristická oligotrofií s velmi nízkým obsahem iontů a nízkou konduktivitou, přičemž jezera Západních Tater se vyznačují vyššími koncentracemi základních kationtů a minerálů (Galas & Tończyk 2020). Množství bazických kationtů (především vápníku a hořčíku), hydrogenuhličitanových ( $\text{HCO}_3^-$ ) a uhličitanových iontů ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) obsažených ve vodě jezer hraje významnou roli v procesu alkality = pufrací kapacity či KNK (tj. schopnost systému odolat okyselení) (Stuchlík et al. 1985, Beneš 2010). Henriksen (1980) si všiml, že zatímco koncentrace  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  v jezerní vodě oproti roku 1937 ( $\sim 7.5$  a  $\sim 1.5 \text{ mmol.m}^{-3}$ ; Stangenberg 1938 viz Kopáček et al. 1998) v 80. letech 20. století prudce vzrostly ( $33$  a  $30 \text{ mmol.m}^{-3}$ ; Kopáček et al. 1998) (Stuchlík et al. 1985, Kopáček et al. 2002, Kopáček et al. 2004a) (Tab. 1), hodnoty vápníku a hořčíku se téměř nezměnily (Stuchlík et al. 1985). Podle Henriksen (1980) lze proces acidifikace přirovnat k titraci hydrogenuhličitanového iontu silnou kyselinou, přičemž u jezer zasažených acidifikací docházelo nejčastěji k nahrazení iontu  $\text{HCO}_3^-$  iontem  $\text{SO}_4^{2-}$  při nezměněných hodnotách vápenatých a hořečnatých kationtů. (Stuchlík et al. 1985). Z tohoto poznatku o bazických kationtech dokázal Henriksen (1980) předpovědět hodnoty alkality v jezerech před začátkem acidifikace (tzv. preacidifikační alkalitu) (Stuchlík et al. 1985, Henriksen 1979 viz Stuchlík et al. 2006). Poměru mezi



zjištěnými koncentracemi vápníku a hořčíku a koncentracemi síranu ve vodě jezer využil Henriksen (1980) ve svém nomogramu a dokázal jeho prostřednictvím předpovědět hodnotu pH a následný vývoj acidifikace jezera. Na základě svých pozorování a s ohledem na odlišné vlastnosti jezer rozdělil Henriksen (1980) proces acidifikace do tří stadií. V prvním stadiu pH jezerní vody neklesá pod 5,5, ale dochází k poklesu alkality, jedná se o jezera hydrogenuhlíčitanová. Druhé stadium je typické pro jezera přechodná, jejichž alkalita je nulová a pH silně kolísá. V posledním, třetím stadiu jsou zařazena jezera kyselá, s hodnotami pH 4,5 a zvyšujícími se koncentracemi těžkých kovů a toxického hliníku (Al). Přírozeně nízké pH je charakteristické pro tzv. dystrofní jezera (např. Jamské pleso pH 4,4), tedy jezera, která jsou okyselována přísunem huminových látek z povodí (Stuchlík et al. 1985). Podle Dickson (1980) hodnoty alkality a pH jezerní vody během roku běžně kolísají vlivem srážek a tajícího sněhu (Stuchlík et al. 1985). Velikost povodí a doba zdržení mohou mít pozitivní vliv na neutralizaci kyselých srážek, v půdě mohou být ionty  $H^+$  nahrazovány  $Ca^{++}$ . Mezi nejvíce zasažená jezera patří mělké horské nádrže napájené pouze srážkovou vodou (Dickson 1978, 1980; Seip 1980 a Gazda et al. 1983a, 1983b viz Stuchlík et al. 1985).

**Tab. 1 Medián chemického složení vybraných 31 tatranských jezer dle modelu MAGIC a dle měření. KNK – kyselinová neutralizační kapacita, BK – bazické kationty, jednotky ( $\mu eq \cdot L^{-1}$ ) (upraveno viz Kopáček et al. 2004a)**

	$SO_4^{2-}$	$Cl^-$	$NO_3^-$	KNK	BK
1860s	16	3	2	101	124
1940s	31	3	6	94	136
1980s	100	8	37	68	208
2000	50	4	24	79	161
2000*	52	4	26	80	161
2020	35	4	24	85	149

### 3.2 DŮSLEDKY

Vliv kyselých srážek se projevil ve vodě tatranských jezer zejména zvýšenými koncentracemi síranu a nitrátu a poklesem koncentrace hydrogenuhlíčitanu až na nulovou hodnotu, což znamenalo vyčerpání pufrací kapacity jezer, zvýšení jejich

aciditý a tedy i prudký pokles pH (Stuchlík et al. 1985, Kopáček et al. 1998). V důsledku vysokých koncentrací aniontů kyselin ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ , ...) převyšujících množství bazických kationtů ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^{2+}$ ,  $\text{K}^{2+}$ ) v půdě došlo k vyplavování hlinitých kationtů ( $\text{Al}^{3+}$ ), které ve větších koncentracích mohou být toxické. Přítomnost Al v acidifikovaných jezerech může zvyšovat KNK jezera a stejně jako  $\text{HCO}_3^-$  sloužit jako pufr (Beneš 2010). Ve Vyšném Wahlenbergově jezeře bylo zaznamenáno využití hydrogenuhličitanu i hliníku jako pufru (Kopáček et al. 1998). Jako první rozdělil Stuchlík et al. (1985) 132 zkoumaných jezer, v letech 1980-1983 na základě zjištěných hodnot jejich alkality (ALK) do čtyř skupin. Polovina jezer (42 %) s hodnotami  $\text{ALK} < 20 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$  byla již zasažená acidifikací, do skupiny vod ohrožených acidifikací ( $\text{ALK} < 100 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ ) patřilo celých 86 % zkoumaných jezer. Skupina vod dosud neohrožených acidifikací zahrnovala jezera s hodnotami alkality v rozmezí  $100\text{--}500 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ . Hodnoty alkality převyšující  $500 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$  se týkaly pouze jezer s vápencovým podložím, která se nacházejí v Bielovodské, Široké a Javorové dolině, z části také v dolinách Predné a Zadné Meďodoly. Všechna okyselená jezera měla žulové podloží, jež je typické pro oblast Vysokých Tater (Stuchlík et al. 1985).

Vliv acidifikace na zooplankton tatranských jezer byl pozorován v 70. letech 20. století z hlediska výskytu dominantních druhů korýšů (*Crustacea*) v hlubokých jezerech ležících nad hranicí lesa (*Arctodiaptomus alpinus*, *Cyclops abyssorum taticus* a *Daphnia pulicaria*) a v mělkých jezerech s bahnitým dnem (*Mixodiaptomus taticus*, *Daphnia pulex* a *Daphnia obtusa*) (Stuchlík et al. 1985, Fott et al. 1994). Na základě pozorované shody mezi hodnotami pH, KNK, koncentracemi vápníku a výskytu zooplanktonu v tatranských jezerech v období vrcholné acidifikace (1980) byla jezera rozdělena do tří skupin: **1. silně acidifikovaná jezera** s hodnotami  $\text{pH} < 5$ ,  $\text{KNK} < 0 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ , v nichž veškerý původní zooplankton vymizel a zůstaly pouze acidotolerantní druhy korýšů (*Chydorus sphaericus*, *Acanthocyclops vernalis* a *Eucyclops serrulatus* v litorálu); **2. acidifikovaná jezera** s hodnotami  $5 < \text{pH} < 6$ ,  $\text{KNK} 0\text{--}25 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ , která ztratila veškerý pelagický zooplankton a kde byly nalezeny nízké počty ubikvitních druhů *Chydorus sphaericus*, *Acanthocyclops vernalis* a *Eucyclops serrulatus* v litorálu; **3. neacidifikovaná jezera** s hodnotami  $\text{pH} > 6$ ,  $\text{KNK} > 25 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ , u kterých nebyly žádné změny ve složení společenstva zooplanktonu pozorovány (Stuchlík et al. 1985, Fott et al. 1994, Kopáček & Stuchlík 1994, Hořická et al. 2006, Sacherová et al. 2006, Kopáček et al. 2015a, Stuchlík et al. 2017) (Tab. 2). Úplné vymizení zooplanktonu z mnoha jezer v Tatrách patřilo k nejhorším následkům

acidifikace vod ve světě vůbec (Hořická et al. 2006, Stuchlík 2003 viz Beneš 2010, Kopáček et al. 2015a, Stuchlík et al. 2017). Za jednu z hlavních příčin vymizení zooplanktonu, která nastala v důsledku mnoha změn souvisejících s procesem okyselení, je považována nízká biomasa fytoplanktonu (měřená jako koncentrace chlorofylu-*a*) a sní související hladovění zooplanktonu (Fott et al. 1994, Hořická et al. 2006, Kopáček et al. 2015a, Stuchlík et al. 2017). Almer et al. (1974) a Dickson (1980) pozorovali u jezer s hodnotami pH 5.1–5.6 (acidifikovaná) nejnížší koncentrace chlorofylu-*a* ( $< 0,2 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ , v povrchové vrstvě) a současně nejvyšší hodnoty průhlednosti ( $> 10 \text{ m}$ ), zatímco u jezer s pH 4.5 (silně acidifikovaná) se koncentrace chlorofylu-*a* pohybovaly mezi  $2\text{--}20 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$  a průhlednost nepřesahovala dva metry. Za příčinu vysoké průhlednosti acidifikovaných jezer nebylo dle Almer et al. (1974) a Dickson (1980) považováno pouze vymizení fytoplanktonu v důsledku acidifikace, ale zejména vysrážení huminových látek za přítomnosti železa nebo hliníku. V návaznosti na pozorování Dickson (1980) byla schopnost hliníku srážet reaktivní fosfor při hodnotách pH 4.5–6.5 označena Grahn et al. (1974) za hlavní mechanismus procesu oligotrofizace jezer a příčinu nízkých koncentrací chlorofylu-*a* v acidifikovaných jezerech (Stuchlík et al. 1985, Hořická et al. 2006). Za příčinu vymizení původních druhů pelagických korýšů v jezerech silně acidifikovaných, která měla nejvyšší koncentrace chlorofylu-*a*, je považována acidifikací indukovaná eutrofizace jezer, při které docházelo k uvolňování fosforu z Al-sraženin a vyplavování toxických forem Al (Hořická et al. 2006, Beneš 2010). O stejném vlivu Al a P na acidifikací indukovanou oligotrofizaci a eutrofizaci hovoří i Kopáček et al. (2015a). V roce 1989 dosahovaly koncentrace celkového hliníku ve Slavkovském plese (silně acidifikované jezero)  $440 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$  (Kopáček & Stuchlík 1994). V jezerech neacidifikovaných byly naměřeny koncentrace chlorofylu-*a* v rozmezí  $0.1\text{--}2.2 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ , průhlednost se pohybovala od 2 do 10 metrů a biomasa zooplanktonu i fytoplanktonu odpovídala oligotrofním podmínkám horských jezer (Hořická et al. 2006).

Fott et al. 1994 shledává, na základě svých pozorování vlivu acidifikace na Šumavská jezera a porovnávání s výzkumy acidifikovaných jezer v Kanadě, jako hlavní příčiny vymření společenstva zooplanktonu v acidifikovaných jezerech Tater nedostatek potravy (hladovění) zapříčiněného acidifikací indukovanou oligotrofizací v kombinaci s možným fyziologickým stresem (Nillsen et al. 1984 viz Fott et al. 1994) spíše než poklesem hodnot pH. Stejný proces hladovění v důsledku oligotrofizace jezer popisuje Kopáček et al. (2015a) ve Vyšném Wahlenbergově jezeře, kde došlo nejen k vymizení

zooplanktonu, ale také ke snížení počtu zástupců čeledi pakomárovitých (*Chironomidae*) a s tím souvisejícímu poklesu organické hmoty v sedimentech jezera. U jezer silně acidifikovaných bylo zásadním projevem vymizení pelagických korýšů kvůli zvyšování koncentrace toxických forem hliníku (Fott et al. 1994, Hořická et al. 2006, Kopáček et al. 2015a, Stuchlík et al. 2017). Dle Driscoll (1985) je toxicita hliníku ve vodách závislá na jeho formách, ve kterých se vyskytuje. Tvorba hlinitých komplexů ve vodách se odvíjí zejména od hodnot pH a množství DOC. V acidifikovaných vodách (pH 4,5-6,0) dochází k nárůstu anorganického monomerního Al, přičemž při pH > 6 dochází k tvorbě hlinitých hydroxykomplexů (Al-OH). Komplexy hliníku s organickou hmotou snižují toxicitu hliníku (Driscoll 1985). Naopak labilní monomerní hliník ( $Al^{3+}$ ) uvolňovaný z hydrokomplexů za podmínek velmi nízkého pH je silně toxický nejen pro rostliny, fytoplankton a zooplankton, ale velkou mírou ovlivňuje i rybí společenstva. Míra toxicity různých forem hliníku v kombinaci s nízkými hodnotami pH působí odlišně na různá vývojová stadia ryb (Driscoll 1985, Nováková 2009, Šimková 2012). Nejjedovatější jsou toxické formy hliníku pro rybí plůdek (Baker & Schofield, 1982 viz Nováková 2009, Driscoll 1985). U dospělých jedinců ryb může v důsledku vysrážení  $Al(OH)_3$  v jejich žaberní oblasti docházet k respiračním problémům spojeným s tvorbou hleny a odštěpováním respiračního epitelu. Toxicita hliníku narušuje také schopnost osmoregulace ryb (Driscoll 1985, Hušek 2010 viz Šimková 2012). Lososovité a kaprovité druhy ryb jsou na toxicitu hliníku velmi citlivé, zatímco okoun říční či siven americký patří k druhům nejodolnějším (Hruška & Kopáček 2005 viz Šimková 2012 a Nováková 2009). Úmrtnost ryb je při delších acidifikačních obdobích zapříčiněna i komplexy hliníku s DOC (Baldigo et al. 1997 viz Šimková 2012).

**Tab. 2 Klasifikace tatranských jezer podle hodnot pH, alkality a koncentrace vápníku v období vrcholné acidifikace (1980–1990). (upraveno dle Hořická et al. 2006)**

Kategorie jezer	pH	Alkalita ( $\mu eq \cdot L^{-1}$ )	Ca ( $\mu eq \cdot L^{-1}$ )
Neacidifikovaná	> 6.2	> 25	> 100
Acidifikovaná	5.2–6.2	0–25	50–100
Silně acidifikovaná	< 5.2	< 0	< 50

### 3.3 ZOTAVENÍ

Vlivem politických a ekonomických změn v roce 1989, které zahrnovaly především přechod z centrálně plánované ekonomiky na ekonomiku tržní a

restrukturalizaci průmyslu i zemědělství, došlo v bývalých komunistických zemích střední Evropy (Československo, Východní Německo, Polsko) k prudkému poklesu emisí  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_x$  a  $\text{NH}_3$  uvolňovaných do atmosféry od roku 1850 (Kopáček et al. 2002, Kopáček & Veselý 2005). Dle Kopáčka & Veselého (2005) došlo v Československu od roku 1985 k poklesu emisí sloučenin síry o 87 %, dusíku o 51 % a amoniaku o 44 % v roce 2000. Ve střední Evropě byly v roce 1997 zaznamenány emisní hodnoty  $\text{SO}_2$  a  $\text{NO}_x$  nižší o 67 a 34 % oproti roku 1985 (Kopáček et al. 2002). Zatímco emise  $\text{SO}_2$  se snižovaly v průběhu 90. let lineárně ( $75 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$  v roce 1998 a  $45 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$  v roce 2000), hodnoty emisí  $\text{NO}_x$  a  $\text{NH}_3$  poklesly mezi lety 1989–1994 prudce a následně se jejich hodnoty snižovaly velmi pomalu ( $\sim 90$  a  $\sim 85 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$  ve druhé polovině 90. let a  $\sim 85$  a  $\sim 44 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{rok}^{-1}$  v roce 2000) (Kopáček et al. 2002, Kopáček & Veselý 2005). Dle Kopáčka et al. (2015) byl procentuální pokles emisí sloučenin síry v Československu i střední Evropě velmi podobný, zatímco emise sloučenin dusíku a amoniaku poklesly v Československu na úroveň hodnot těchto emisí před rokem 1900 mnohem strměji v důsledku rapidního snížení živočišné výroby. Vůbec nestrmější pokles emisí v Československu od roku 1980 do roku 2010 byl zaznamenán v emisích prachu z průmyslových a energetických zdrojů. Jeho emise poklesly na ještě nižší hodnoty než v roce 1900 (Kopáček et al. 2015) (Obr. 1).

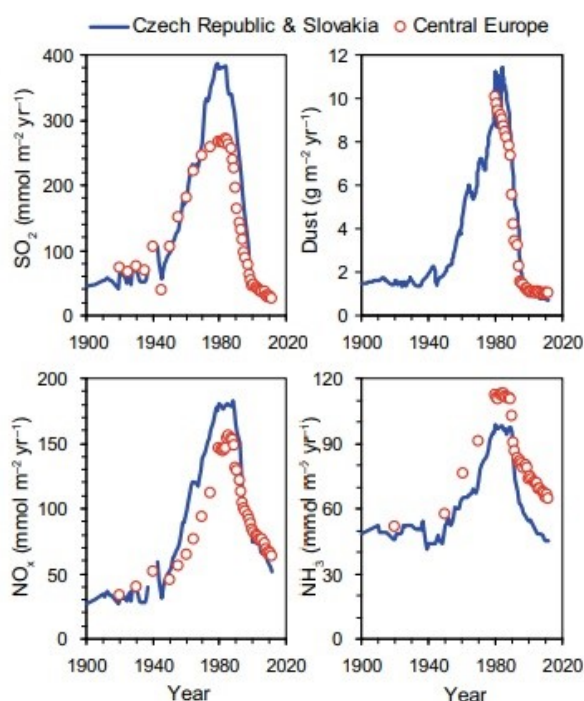
V souladu s čistějším ovzduším a snížením kyselé depozice docházelo i k zotavení (změny chemického složení povrchových vod směřující k jejich hodnotám před acidifikací) vody v tatranských jezerech (Kopáček & Veselý 2005, Kopáček et al. 2015). Vrcholných hodnot dosahovaly koncentrace síranových a nitrátových aniontů ve vodě tatranských jezer v polovině a na konci 80. let 20. století, přičemž od 90. let trvale klesaly (Kopáček et al. 2002). Pokles koncentrací aniontů kyselin  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  ve vodě tatranských jezer byl kompenzován poklesem množství Al kationtů, bazických kationtů  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{H}^+$ , nárůstem koncentrace hydrogenuhličitanových iontů ( $\text{HCO}_3^-$ ) a zvyšujícími se hodnotami pH (Kopáček et al. 2002, Kopáček et al. 2015a). V roce 2004 se dle Kopáčka et al. (2006a) průměrné hodnoty pH se u 91 vzorkovaných tatranských jezer pohybovaly v rozmezí od 4.47 po 7.65 a hodnoty KNK od  $-28$  až po  $353 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ . Pouze u 19 jezer dosahovala kyselinová neutralizační kapacita v roce 2004 úrovně ( $> 150 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), při které je jezerní ekosystém již dostatečně odolný vůči okyselení (Kopáček et al. 2006a). Přestože koncentrace kyselých aniontů ( $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$ ) ve vodě tatranských jezer nejprve prudce poklesla v důsledku snížení emisí sloučenin síry a

dusíku v 90. letech, hodnoty koncentrací  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  v jezerní vodě následně klesaly velmi pomalu a navzdory předpokládaným očekáváním nenásledovaly klesající trend emisí  $\text{SO}_2$  a  $\text{NO}_x$ . Zpožděná reakce (odpověď) chemického složení jezerní vody na snižující se emise sloučenin síry a dusíku se nazývá hysterezí. Hystereze byla v letech 1937 až 1963 pozorována u jezer Czarny Staw, Morskie Oko a Wielki Staw. Koncentrace síranů ve vodě těchto tří jezer se zvýšila jen velmi nepatrně navzdory emisím sloučenin síry, které v tomto období vzrostly téměř trojnásobně. Naopak ve Vyšném Wahlenbergově jezeře se hystereze vůbec neprojevila, koncentrace  $\text{SO}_4^{2-}$  ve vodě jezera klesala společně s poklesem emisí sloučenin síry (Kopáček et al. 2002).

Hlavní příčinou odlišných reakcí těchto jezer na míru emisí sloučenin S a N byla dominantní role půd v jejich povodí a desorpce  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  iontů z půd (Kopáček et al. 2002, Kopáček et al. 2015). Skalnatě-luční povodí jezer Czarny Staw, Morskie Oko a Wielki Staw s vyvinutými půdami snadněji zadržovaly  $\text{SO}_4^{2-}$  z kyselé depozice, a tak k nárůstu koncentrací síranu v jezerní vodě tak docházelo se zpožděním oproti převážně skalnatému povodí Vyšného Wahlenbergova jezera s řídkými půdami (Kopáček et al. 2002). Dle Křečka et al. (2019) byl u jezer nacházejících se v povodí s bohatým vegetačním pokryvem pokles koncentrace  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  v jezerní vodě mnohem strmější v důsledku pohlcování kyselých aniontů rostlinami než u jezer se skalnatým povodím bez vegetace (Kopáček et al. 2019). V období zotavování z acidifikace se chemické složení vody tatranských jezer odlišovalo od ostatních vysokohorských oblastí Evropy (Alpy, Pyreneje) ve dvou aspektech. Jezerní voda byla kyselejší (průměrná alkalita  $40 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ ; průměrné hodnoty pH 5,3) a alpská povodí tatranských ples byla saturována dusíkem s vysokými koncentracemi  $\text{NO}_3^-$  (průměrná hodnota byla  $32 \mu\text{eq} \cdot \text{L}^{-1}$ ) v jezerní vodě (Stuchlík et al. 2006). V jezerech se zalesněnými či lučními povodími začalo docházet během období zotavování z acidifikace ke zvyšování koncentrací TP, TON a DOC v jezerní vodě v důsledku jejich exportu z okolních půd, nicméně saturace dusíkem, a tedy i koncentrace nitrátových iontů, byla v těchto typech povodí velmi nízká. Jezera se skalnatým povodím vykazovala během zotavování přesně opačný vzor (Kopáček et al. 2006a, Stuchlík et al. 2006, Kopáček et al. 2015, Kopáček et al. 2019). K rychlému nárůstu KNK v jezerech se skalnatými povodími bohatými na suť docházelo zejména v důsledku eroze hornin, především kalcitu, z kterého se uvolňovaly  $\text{HCO}_3^-$  ionty (Kopáček et al. 2017).

Typickým jevem v jezerech zotavujících se z acidifikací indukované oligotrofizace byl postupný přechod k eutrofizaci vlivem zvyšující se koncentrace

fosforu v jezerní vodě. S procesem eutrofizace docházelo i k nárůstu chlorofylu-*a* a v jeho důsledku se v tatranských jezerech již na počátku éry zotavení z acidifikace opět začaly objevovat vymizelé druhy zooplanktonu (Kopáček et al. 2015a). Navzdory prvním signálům o probíhajícím procesu biologického zotavení již po roce 1990 byl v mnoha jezerech stejné kategorie okyselení návrat planktonních druhů korýšů výrazně opožděn za chemickým zotavením tatranských jezer (v průměru 5-10 let) a v některých jezerech proces obnovy nebyl dokončen nebo dokonce ani započat do roku 2008 (Kopáček et al. 2002, Kopáček et al. 2015a, Stuchlík et al. 2017). Přestože fauna čeledi *Chironomidae* v alpských jezerech vykazuje v posledních dvaceti letech jasné známky zotavení, její skladba se od období před acidifikací odlišuje především výrazně vyšším



**Obr. 1** Rekonstruované trendy (1900–2012) plošných emisí SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, NH<sub>3</sub> a prachu v České republice a Slovensku (CS) a ve střední Evropě (Rakousko + CS + Německo + Polsko) (upraveno dle Kopáček et al. 2015)

podílem teplomilných druhů. Jejich výskyt je spojován se zvyšující se teplotou vzduchu v důsledku klimatických změn, které nejenže ovlivňují dobu zotavení tatranských jezer z acidifikace, ale mohly by jejich úplnému návratu do původního stavu zabránit.

Jedním z dalších faktorů, které prokazatelně ovlivňují schopnost navracených zooplanktonních druhů v tatranských jezerech, je doba zdržení vody v jezeře. U jezer průsakových (Vyšné Wahlenbergovo a Nižné Wahlenbergovo jezero) a jezer bez povrchového přítoku a odtoku (Starolesnianske jezero) započalo chemické i biologické zotavení

z acidifikace mnohem dříve než u jezer s odtokem. Ačkoli doba zdržení vody v jezeře není jediným parametrem ovlivňujícím přítomnost zooplanktonu, u jezer s dobou zdržení více než 30 dní byla pravděpodobnost udržení se nově vzniklé populace korýšů mnohem vyšší (Stuchlík et al. 2017). Ve Vyšném Wahlenbergově jezeře, které bylo zasaženo acidifikací a jehož doba zdržení vody v jezeře je 313 dní, byl počátek návratu zooplanktonu pozorován již v roce 1992 (vířníci, *Cyclops abyssorum*) a k jeho úplnému

zotavení došlo v roce 2004 (Hořická et al. 2006, Stuchlík et al. 2017). V jezerech s dobou zdržení vody kratší než 30 dní (např. Velké Žabie pleso, Długi Staw Gąsienicowy, Zmarzły Staw Gąsienicowy) nedokázala *Daphnia pulicaria* během doby zotavení obnovit svou populaci pravděpodobně v důsledku opakovaného vyplavení fytoplanktonu (Kopáček et al. 2017, Stuchlík et al. 2017). Podobně jako u jezer acidifikovaných se i u většiny jezer extrémně acidifikovaných objevily některé z původních druhů zooplanktonu hned na počátku doby zotavení (1994) jezer z acidifikace.

Ačkoli výskyt druhu *Daphnia longispina* není znám v jezeře Vyšné Satanie pliesko z doby před acidifikací, je velmi pravděpodobné, že se v jezeře vyskytovala i v minulosti pro vysoký obsah DOC v jezerní vodě z borovicových klečí rostoucích v povodí. K dalším druhům, které byly nalezeny v tatranských jezerech v počátcích jejich zotavování z acidifikace, patřily kromě výše zmíněných také dva druhy litorálních perlooček *Alona affinis* a *Acroperus harpae* a vznášivka *Arctodiaptomus alpinus*. Mezi tzv. pionýrské druhy zooplanktonu tatranských jezer patří nepochybně vírníci (Rotifera), kteří se svým krátkým postembryonálním vývojem dokázali velmi dobře přizpůsobit kratší době zdržení vody v jezerech. Mezi první druhy vírníků, které byly v acidifikovaných i extrémně acidifikovaných jezerech nalézány, patří *Keratella hiemalis* a *Polyarthra dolichoptera*. V jednom z nejvýše položených jezer (Vyšné Satanie pleso), které patřilo v období acidifikace do skupiny extrémně acidifikovaných jezer, byla nalezena stabilní populace perloočky *Daphnia longispina* (Stuchlík et al. 2017).

Každé z tatranských jezer je velmi specifické, a proto i jejich reakce na okyselení a zotavení z něj jsou velmi odlišné. U některých jezer započal proces zotavení z acidifikace velmi brzy, ale nebyl dosud dokončen. Další jezera se zotavila úplně a u jiných proces návratu jezerního ekosystému do stavu před acidifikací ještě ani nezačal. Vlivem zvýšené atmosférické depozice P v důsledku lidské činnosti a klimatických změn dochází dle Kopáčka et al. (2015a) od roku 2009 k nárůstu koncentrací fosforu ve vodě mnoha horských jezer Evropy i Severní Ameriky. V souvislosti s klimatickými změnami začínají horské jezerní ekosystémy čelit dalším změnám, které mohou úplnému zotavení některých jezer zabránit.



## 4. MATERIÁL A METODY

### 4.1 POPIS LOKALIT

#### Tatry

Pohoří Tater rozkládající se na ploše 785 km<sup>2</sup> podél slovensko-polské hranice (20°10' E a 49°10' N) je nejvyšším horským masivem celého karpatského oblouku linoucího se od Rakouska až po Srbsko v délce 1500 km. Větší část Tater o rozloze 610 km<sup>2</sup> se nachází na Slovensku a menší část o ploše 175 km<sup>2</sup> je v Polsku (Galas & Tończyk 2020). Celé tatranské pohoří se rozprostírá v centrální části západních Karpat (Sacherová et al. 2006; Ptak et al. 2017). Geomorfologicky jsou Tatry členěny na Západní a Východní Tatry. Západní Tatry s nejvyšším vrcholem Bystrá (2248 m. n. m.) zabírají území o rozloze 400 km<sup>2</sup>, přičemž jejich větší část (260 km<sup>2</sup>) se nachází na Slovensku. Východní Tatry, které jsou od Západních Tater odděleny L'aliovým sedlem a Tichou dolinou na Slovensku a Dolinou Sucheje vody v Polsku, jsou tvořeny dvěma podcelky. Prvním z nich jsou Belianské Tatry s rozlohou 67,5 km<sup>2</sup> a nejvyšší horou Havran (2152 m. n. m.). Druhým podcelkem nacházejícím se v centrální části Východních Tater jsou Tatry Vysoké, s nejvyšším vrcholem karpatského masivu i Slovenska – Gerlachovským štítem (2655 m. n. m.) a rozlohou 341 km<sup>2</sup>. Belianské a Vysoké Tatry jsou od sebe odděleny Kopským sedlem.

V zalesněných horských oblastech Tater (< 1550 m. n. m.) dominují podzolové půdy bohaté na humus a železo, na kterých nalezneme jehličnaté lesy tvořené druhy *Picea abies*, částečně *Larix decidua* a *Pinus cembra*. Alpské pásmo Tater je charakteristické málo vyvinutými půdami jako je leptosol, regosol a podzol na alpských loukách, v jejichž vegetačním pokryvu (suchá tundra) dominují ve výšce 1550–1800 m. n. m. *Calamagrostis villosa*, *Festuca picta*, and *Luzula luzuloides* s ostrůvky trpasličí borovice (*Pinus mugo*), a s rostoucí nadmořskou výškou (> 1800 m. n. m.) převažují suťová pole a skály porostlé lišejníky (*Rhizocarpon*, *Acarospora oxytona* a *Dermatocarpon luridum*) (Vološčuk 1994 viz Kopáček et al. 2006a, Stuchlík et al. 2006, Kopáček et al. 2015, Kopáček et al. 2019). S nadmořskou výškou úzce korelují i klimatické poměry v Tatrách. Průměrná roční teplota vzduchu klesá o 0,6 °C na 100 m nadmořské výšky, zatímco průměrné roční srážky se ve vztahu k tomuto výškovému gradientu zvyšují o 50 mm. V oblastech s nadmořskou výškou mezi 1330 a 2635 m. n. m. se množství ročních srážek pohybuje od 1000 mm po 1600 mm, v některých údolích

spadne i více než 2000 mm srážek ročně. Nejvyšší srážkové úhrny jsou situovány do severní části tatranského pohorí, kde roční odtok činí 1570 mm. (Lajczak 1996 viz Kopáček et al. 2004b, 2006a a Křeček et al. 2006). Dle Tomlain (1985) se hodnoty průměrné roční evapotranspirace ve Vysokých Tatrách pohybují v rozmezí 250–300 mm a klesají na 100 m nadmořské výšky o 18 mm (Křeček et al. 2006). V oblastech nad 2000 m. n. m. nalezneme sněhovou pokrývku od října do června (Kopáček et al. 2004b, 2006).

Navzdory malé ploše jsou Tatry unikátním postglaciálním ekosystémem s nejvyšším počtem vysokohorských druhů fauny i flóry ve Střední Evropě, mnoha endemickými druhy a také velkým množstvím jezer subalpínského a alpínského charakteru (Galas & Tończyk 2020). Pro ochranu a zachování tohoto horského ekosystému byl 1.1.1949 zřízen na území Slovenska Tatranský národní park (TANAP), jehož rozloha čítá, bez ochranného pásma, 738 km<sup>2</sup>. Na území Polska byl Tatrzański Park Narodowy (TPN) s rozlohou 211 km<sup>2</sup> vyhlášen 1.1.1955. Oba parky se v roce 1993 staly biosférickou rezervací UNESCO (Organizace OSN pro vzdělání, vědu a kulturu).

## **Tatranská jezera**

Tatranská jezera, nebo také „plesá“, vznikla činností ledovce zhruba před 20 000 lety (Gregor & Pacl 2005). Celkově v Tatrách nalezneme ~261 trvalých i sezónních jezer s maximální plochou 34,93 ha a maximální hloubkou 79,3 m. Většina (~70 %) z nich se nachází ve vysokohorských oblastech nad horní hranicí lesa (> 1800 m), kde se ledovcové kotle (kary) vytvářely v největším rozsahu (Stuchlík et al. 2006, Kopáček et al. 2015, Kopáček et al. 2019, Galas & Tończyk 2020). Nadmořská výška jednotlivých jezer vypovídá o stáří jejich vzniku. Jezera položená nejvýše jsou nejmladší (ledovec se na vrcholcích udržel nejdéle) a naopak některá z jezer v nejnižších polohách jsou již ve stadiu zániku. Nejvýše položeným jezerem ve Vysokých Tatrách je Modré pleso (2189 m. n. m.), v Západních Tatrách je to Vyšné Bystré pleso s nadmořskou výškou 1879 m. K nejnižše položeným plesům patří Rakytovecká plesa (1307 m. n. m.) ve Vysokých Tatrách a Pleso pod Zverovkou (973 m. n. m.) v Západních Tatrách (Gregor & Pacl 2005).

Tatranská plesa můžeme podle jejich vzniku rozdělit na jezera karová, morénová a jezera karová z části hrazená morény (Gregor & Pacl 2005). Nejhlubší jezera

v Tatrách, která jsou typická svými strmými svahy, nalezneme ve výšce 1490-1800 m. n. m. a jsou to jezera karová. Morénová plesa jsou naopak mělká a mnohem citlivěji reagují na vnější změny (Gregor & Pacl 2005, Galas & Tończyk 2020). Vůbec nejpočetnější skupinu tatranských ples tvoří malá ( $< 1$  ha) a mělká (do 2 m) jezera následována méně početnější skupinou tatranských jezer o velikosti 1–10 ha a hloubce do 10 m. Plesa Morskie oko o rozloze 34,93 ha a Wielki Staw Polski se svojí hloubkou 79,3 m se řadí mezi největší a nejhlubší tatranská jezera vůbec, která jsou v pohorí Tater zastoupena nejméně (Gregor & Pacl 2005). Na krystalickém podloží Západních Tater, které je tvořeno především metamorfovanými horninami jako je žula, felsická rula, slída a vápenec, nalezneme 22 větších jezer trvalého charakteru a 18 menších (sezónních nebo  $< 0.01$  ha) jezer. Ve Vysokých Tatrách, které jsou charakteristické krystalickým jádrem tvořeným magmatickými horninami odolnými erozi, jako jsou granitoidy (granity, granodiority, biotity, tonality), se nachází 116 větších, stálých jezer a 105 jezer malých, zahrnujících jezera sezónní nebo jezera s plochou  $< 0.01$  ha (Gorek & Kahan 1973 a Nemčok et al. 1993 viz Kopáček et al. 2006a, Kopáček et al. 2004b, Sacharová et al. 2006, Hořická et al. 2006, Kopáček et al. 2015, Kopáček et al. 2019, Galas & Tończyk 2020). Chemismus tatranských jezer je určen zejména nízkými procesy zvětrávání hornin v podloží a omezeným vývojem půd v povodí (Galas & Tończyk 2020). V důsledku toho je jezerní voda většiny ples charakteristická oligotrofií s malým zastoupením anorganických i organických látek. Malou skupinu tatranských ples tvoří jezera rašelinná (dystrofní), která jsou naopak organickým materiálem bohatě zásobena (Stuchlík et al. 1985). Ačkoli byla veškerá pastva, těžba dřeva, koupání, kempování a rybaření se vznikem TANAPu zakázáno, patří Štrbské pleso, Popradské pleso a Przedni Staw Polski mezi jezera zasažená eutrofizací v důsledku přísunu splaškové vody z turistických chat v okolí (Stuchlík et al. 1985, 2006, Hořická et al. 2006, Kopáček et al. 2004b, 2006a).

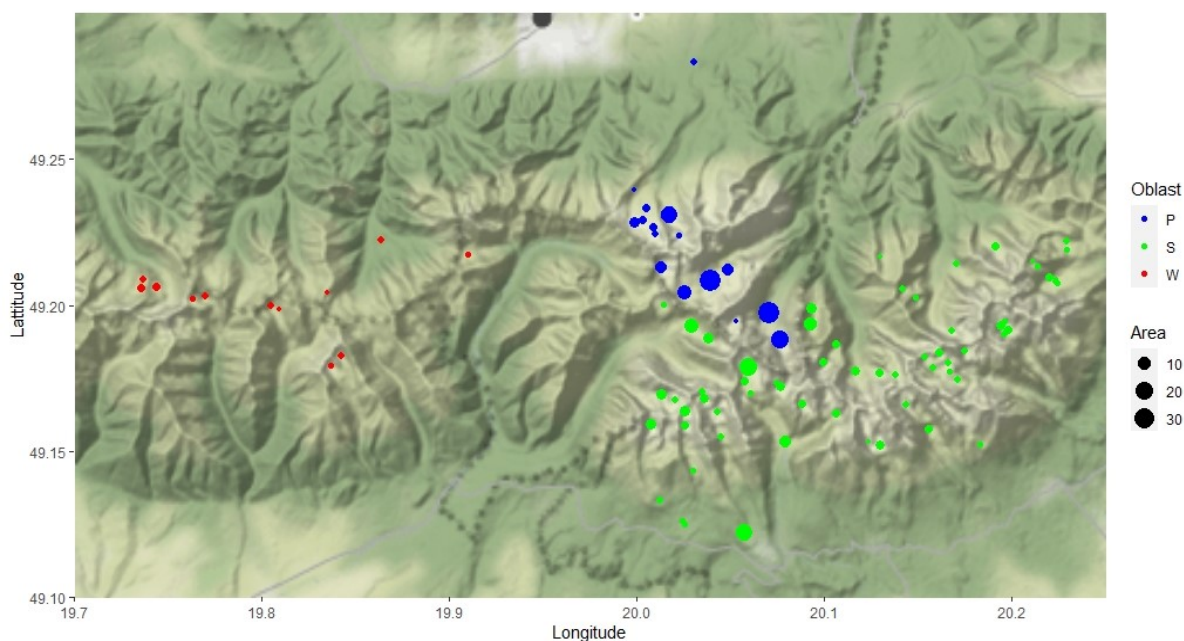
S výjimkou jezer Morskie Oko a Popradské pleso, v nichž byly populace pstruha obecného (*Salmo trutta*) autochtonního původu, byla všechna ostatní tatranská plesa ve druhé polovině 19. století bez ryb. K umělému zarybňování jezer začalo docházet již na konci 19. století a došlo i k opětovnému nasazení populace pstruha obecného do jezera Morskie Oko a Popradského plesa (Benešová 2009). Dle Hořické et al. (2006) a Stuchlíka et al. (2006) byly k roku 2005 nalezeny uměle introdukované rybí populace ve dvou jezerech Západních Tater (Vyšné Račkovo pleso a Veľké Bystré pleso), osídlených vrankou pruhoploutvou (*Cottus poecilopus*), a v devíti jezerech

Vysokých Tater, z nichž v pěti jezerech (Czarny Staw Polski, Wielki Staw Polski, Przedni Staw Polski, Czarny Staw Gąsienicowy a Zielony Staw Gąsienicowy) se vyskytoval siven americký (*Salvelinus fontinalis*), ve třech jezerech (Morskie Oko, Popradské pleso, Veľké Hincovo pleso) byl nalezen pstruh obecný (*Salmo trutta*) a ve Štrbském plese byly zaznamenány populace různých druhů ryb.

Podle Gądek et al. (2019) byla tatranská jezera situovaná v nižších nadmořských výškách (Štrbské pleso 1347 m. n. m. a Nové Štrbské pleso 1312 m. n. m.) pokryta ledem pouze po dobu 122–137 dní, zatímco Zamrznuté jezero situované ve výšce 2040 m. n. m. mělo ledovou pokrývku po většinu roku (217–235 dní). Plesa nacházející se ve výšce 1490–1800 m. n. m. jsou pokryta ledem 4–7 měsíců (Galas & Tończyk 2020). Šporka et al. (2006) i Gądek et al. (2019) pozorovali závislost doby trvání ledové pokrývky na nadmořské výšce. Ačkoli dle Šporky et al. (2006) je počátek zamrzání jezer více ovlivněn morfometrií jezer než nadmořskou výškou, doba trvání ledové pokrývky na jezerech roste o 10,2 dne na 100 m výšky. Gądek et al. (2019) popisuje vliv slunečního záření a objem jezera jako další faktory ovlivňující délku zámruzu jezer. Tatranská plesa jsou po většinu roku naplněna vodou, kterou získávají především ze srážek, tajícího sněhu, ale také z pramenů a z odtékající vody ze skalního povodí (Galas & Tończyk 2020).

## 4.2 ODBĚR A ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ

Litorální vzorky zooplanktonu 90 tatranských ples (Obr. 2), které jsem převzala od RNDr. Veroniky Sacherové, Ph.D., byly odebrány na konci září roku 2004 pracovníky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze. Vzorkování na počátku podzimu bylo zvoleno z důvodu minimální variability chemismu jezerní vody oproti jarnímu vzorkování, které je ovlivněno táním sněhu (Kopáček et al. 1996), a z důvodu vrcholící abundance populace perlooček čeledi *Chydoridae* podruhé v roce (Whiteside 1974 viz Sacherová et al. 2006). Všechny vzorky byly odebrány ze břehu za pomoci planktonní sítě o velikosti ok 40 µm. Tahy sítě byly několikrát vedeny skrze vodní sloupec litorální zóny a následně byl za pomoci pomalých tahů planktonní sítě po povrchu dna a kamenů rozvřen sediment pro zachycení organismů, které v horní vrstvě sedimentu a na povrchu kamenů žijí nebo zde setrvávají kvůli potravě (Sacherová et al. 2006). Materiál zachycený v planktonní síti byl na místě převeden do skleněných lahvíček (20 ml), zafixován 96% ethanolem a řádně označen.



**Obr. 2 Snímek Tater a studovaná plesa zobrazena podle velikosti plochy a umístění (P – polské Tatry, S – slovenská část Vysokých Tater, W – Západní Tatry a Roháče)**

Všechny vzorky byly zpracovány pod světelným mikroskopem Carl Zeiss Jena Jenalumar. Fotografie zooplanktonu (viz Přílohy) byly pořízeny na mikroskopu Nikon Eclipse 400 s fotoaparátem Canon EOS 650D. Obsah vzorku byl homogenizován a následně bylo 0,3 ml vzorku pipetou přeneseno na podložní sklíčko o velikosti 26 x 76 mm a přikryt krycím sklíčkem o velikosti 24 x 50 mm. Z každého vzorku bylo zpracováno 20 sklíček, jedinci každého druhu byli určováni a počítáni.

Pro zařazení jednotlivých zooplanktonních organismů do taxonomických skupin a do druhu jsem použila následující determinační literaturu:

- Šrámek-Hušek R. (1953): Naši klanonožci
- Šrámek-Hušek R., Straškraba M. & Brtek J. (1962): Fauna ČSSR. Svazek 16. Lupenonožci – *Branchiopoda*
- Rozkošný R. (1980): Klíč vodních larev hmyzu
- Amoros C. (1984): Crustacés, Cladocères
- Kořínek V. (2005): Dichotomický klíč perlooček (*Cladocera*) České republiky

- Illyová M. & Baláži P. (2004): Hydrobiologický determinační atlas. Konzumenty IV. Vírníky – *Rotifera*
- Příkryl I. & Bláha M. (2007): Klíče středoevropských *Cyclopidae* a *Diaptomidae*
- Błędzki, Leszek A. & Rybak, J. I. (2016): Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe, *Cladocera* & *Copepoda* (*Calanoida*, *Cyclopoida*) Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis

Lasturnatky (*Ostracoda*) a želvušky (*Tardigrada*) nebyly určovány do druhu.

## 4.3 METODY ANALÝZY DAT

### 4.3.1 ÚPRAVA DAT PRO STATISTICKÉ ANALÝZY

Do této studie je zahrnuto 90 tatranských ples, z nichž se 62 nachází ve slovenské části Vysokých Tater, 17 leží v polských Tatrách a 11 jezer bylo vzorkováno v Západních Tatrách a Roháčích (převzato od V. Sacherové).

Pro statistické analýzy jsem ke svým datům o zooplanktonu zahrnula i data o biomase a počtu druhů fytoplanktonu z roku 2004 (data převzaty od Červenková 2010). Ze samotných dat o zooplanktonu jsem vyřadila organismy, které nebylo možné určit přesně do druhu. Ze stejného důvodu byly vyřazeny i *Ostracoda* a *Tardigrada*. Z analýz byla vyřazena i *Branchinecta paludosa* (*Anostraca*) nacházející se, jakožto glaciální relik, pouze ve Vyšném Furkotském plese. *Chaoborus obscuripes* byl analyzován jako faktor ovlivňující diverzitu zooplanktonu. Morfometrické parametry jsem čerpala z Gregor & Pacl (2005) a Kopáček et al. (2006a). Chemické parametry jezer z roku 1993-1994 jsem převzala od Stuchlík et al. (2006) a Štenclová (2007), přičemž chemické parametry z roku 2004 byly čerpány z Kopáček et al. (2006a) a Štenclová (2007). Orientace jezer byla převzata od Štenclová (2007) a informace o rybí populaci byly čerpány od Benešová (2009), Hořická et al. (2006) a Stuchlík et al. (2006). Jezera jsem na základě údajů o pH hodnotách z roku 1993-1994 rozdělila do tří kategorií acidity. Řídila jsem se kategoriemi, které byly ustanoveny v období vrcholné acidifikace, viz Stuchlík et al. (1985) a Fott et al. (1994). Podle typu povodí jsem jezera rozdělila do čtyř kategorií, které definoval Kopáček et al. (2000, 2006a). První kategorií jsou jezera lesní, v jejichž povodí pokrývají více jak 80 % plochy smrkové lesy nebo

zakrslé borovice. Druhou kategorií jsou jezera luční, povodí těchto jezer je tvořeno loukami a zakrslými borovicemi z více než 70 %. Ve třetí kategorii nalezneme jezera obklopená lučno-skálnatým povodím (30-70 % plochy povodí pokrývá louka a/nebo skály). Poslední kategorií jsou jezera s povodím skálnatým (kamenitým) na více než 70 % plochy.

### 4.3.2 STATISTICKÉ ANALÝZY

#### Obecné principy

Analýza a interpretace dat se řídí určitými principy, které se obecně odvíjejí od způsobu sběru dat. V mém případě se jednalo o observační data, tedy jakákoliv zjištění o vztazích mezi druhy a faktory prostředí je potřeba vnímat jako asociace, nikoliv příčinná spojení.

Zároveň je pro observační mnohorozměrná data nesmírně obtížná statistická inference, tedy zjednodušeně testování hypotéz. Například pro standardně používanou hladinu významnosti  $\alpha = 0,05$  vychází při desítkách až stovkách provedených testů jednotky až desítky falešně zamítnutých nulových hypotéz, tedy falešně statisticky významných vztahů. To navíc za předpokladu, že by byly splněny podmínky používaných testů.

V mnoha modelech (zobecněné lineární modely či kanonická korespondenční analýza) je v této práci použita kroková procedura ke zjednodušení modelu. Použití této procedury produkuje přehlednější modely, ale zkresluje statistickou inferenci. Zjednodušeně řečeno, do výsledného modelu pronikají proměnné, u kterých je ve výběrových datech silnější vztah, než jaký je ve skutečnosti v populaci, a vypadávají z něj proměnné, u kterých je ve výběrových datech slabší vztah, než odpovídá populačnímu. Tyto modely tedy opět slouží jenom k vypíchnutí těch vztahů, které jsou pozorovatelné v datech, ale ne k obecnějším úsudkům. (Harrell 2015)

Místo formálního testování hypotéz tedy používám p-hodnotu jako relativní ukazatel síly pozorovaného vztahu v jednotlivých modelech ve smyslu, že čím nižší je p-hodnota, tím vyšší je odchylka od nulové hypotézy, a tedy vyšší nesoulad dat s ní, což obvykle značí silnější vztah (nulová hypotéza téměř bez výjimky znamená neexistenci vztahu). Pokud používám termín *významnost*, je tím myšlena *statistická významnost* a je používána jako inverzní termín pro p-hodnotu.

Jelikož data o počtech jedinců vykazují vysokou variabilitu a přesahují i několik řádů, používám v modelování jejich transformaci za pomoci dekadického logaritmu  $y = \log_{10}(x + 1)$ , kde  $x$  je původní počet. Přičítám 1, protože pro počet jedinců  $x = 0$  pak je  $\log_{10}(0 + 1) = 0$ . Stejná transformace byla použita i pro některé environmentální faktory, zejména chemické ukazatele a ukazatele fytoplanktonu, což je dokumentováno ve výsledcích.

Výpočty jsou prováděny ve výpočetním prostředí *R* (R Core Team 2021) za pomoci balíčku *tidyverse* (Wickham et al. 2019), *readxl* (Wickham & Bryan 2019) a *reshape* (Wickham 2007). Většina grafů je vytvořena s pomocí balíčků *ggplot2* (Wickham 2016), *gridextra* (Auguie 2017) a *ggrepel* (Slowikowski 2021), mapy jsou načteny a zobrazeny pomocí balíčku *ggmap* (Kahle & Wickham 2013). Další použité balíčky jsou citovány u popisu jednotlivých metod.

## Korelace, multikolinearita a faktorová analýza

Korelace obecně je ukazatelem síly a směru lineárního vztahu. V práci používám výběrový Pearsonův korelační koeficient  $r = \frac{s_{xy}}{s_x s_y}$ , kde  $s_{xy}$  je výběrová kovariance a  $s_x, s_y$  jsou výběrové směrodatné odchylky. Korelační koeficient nabývá hodnot  $\{-1, 1\}$ , přičemž záporné hodnoty znamenají nepřímý lineární vztah, kladné hodnoty přímý a nula značí lineární nezávislost.

Pro vizualizaci korelační analýzy proměnných z jednotlivých skupin (chemické parametry, biomasa fytoplanktonu) jsem používala korelační graf z balíčku *ggcorplot* (Kassambara 2019).

Multikolinearita je pojem z regresní analýzy, který značí silný vzájemný lineární vztah vysvětlujících proměnných. Perfektní multikolinearita, kdy je jedna nebo více vysvětlujících proměnných lineární kombinací dalších, může vzniknout chybou při tvorbě a zahrnování proměnných do modelu, například při překódování nominální proměnné do binárních *dummy* proměnných. Datovým zdrojem multikolinearity je pak používání proměnných, které jsou navzájem silně korelovány. Obvykle se nejedná o dokonalou multikolinearitu, ale stále může být škodlivá pro odhad modelu. Hlavním důsledkem multikolinearity je výrazné zvýšení chyby odhadu jednotlivých parametrů, což vede mimo jiné k výrazně vyšší p-hodnotě (Hebák et al. 2005).

Při výskytu multikolinearity v datech je možným řešením vyřazení některé z proměnných modelu nebo redukce počtu proměnných pomocí ad hoc funkcí či



některou ze statistických metod. V práci část proměnných vynechávám (chemické parametry ze dvou různých období) a pro redukci počtu dalších proměnných používám faktorovou analýzu.

Faktorová analýza je rozšířením metody hlavních komponent. Metoda hlavních komponent je primárně metodou redukce počtu proměnných. Má právě jedno řešení dané vlastními vektory korelační matice a uživatel si následně volí počet hlavních, navzájem lineárně nezávislých, komponent pro případnou redukci počtu proměnných. Tyto komponenty jsou lineárními kombinacemi všech proměnných.

Faktorová analýza má oproti tomu za cíl nejen redukci počtu proměnných, ale především nalezení lineárních kombinací, které dávají věcný význam. K dosažení tohoto cíle je definována tzv. jednoduchá struktura, která stručně řečeno říká, že každá proměnná by měla být významně korelována s právě jedním faktorem a každý faktor by měl být významně korelován s alespoň dvěma proměnnými. K dosažení takovéto struktury se používají rotace předem stanoveného počtu os původního řešení (počet faktorů se tedy stanovuje předem), kterým je v mé práci právě řešení metodou hlavních komponent. Rotace mohou být ortogonální, kdy je zachována lineární nezávislost jednotlivých faktorů, nebo šikmé, kdy je připuštěn i lineární vztah faktorů. Ve své práci jsem použila šikmou oblamin rotaci z balíčku *GPArotation* (Bernaards et al. 2005), která nabízela řešení nejlépe splňující podmínky jednoduché struktury. (Hebák et al. 2007) Počet faktorů jsem určovala za pomoci kritérií obsažených v balíčku *nFactors* (Raiche & Magis 2020). Zároveň jsem kontrolovala, aby vzniklé faktory měly mezi sebou jenom slabou korelaci a naplnily tak hlavní účel, kterým bylo vyhnutí se riziku multikolinearity. Některé proměnné nepřispívaly výrazně k hodnotám vybraného počtu faktorů – tyto proměnné jsem zachovala samostatně a nenahrazovala je faktory. Výsledky faktorové analýzy prezentuji graficky za pomoci balíčku *semPlot* (Epskamp 2019).

## **Shluková analýza**

Shluková analýza je soubor statistických metod určených primárně k redukci počtu pozorování do uvnitř homogenních a navenek heterogenních shluků (Hebák et al. 2007). Hledám tedy shluky jezer s podobným druhovým složením uvnitř a rozdílným složením mezi danými shluky. V práci používám aglomerativní hierarchické shlukování, které měří (statistickou) vzdálenost mezi všemi jezery a spojuje v každém kroku vždy nejbližší dvojici jezer, jezera a shluku či shluků. Pro tento typ shlukování je

důležité definovat, jak se měří vzdálenost v mnohazměrném prostoru a jak se sdružují shluky. V práci používám zobecněnou Wardovu metodu pro sdružování shluků, která je postavena na minimalizaci součtu čtvercových vzdáleností uvnitř nově vytvářených shluků pomocí balíčku *cluster* (Maechler et al. 2021, Murtagh & Legendre 2014). K určování statistické vzdálenosti používám Brayovu-Curtisovu vzdálenost (balíček *vegan* (Oksanen et al. 2020)). Tato míra vzdálenosti se zdá být vhodná s ohledem na vztah mezi výběrovým průměrem a výběrovým rozptylem pro četnosti jednotlivých druhů, který je zobrazen ve výsledcích. (Warton et al. 2012). Počet shluků je volen subjektivně mimo jiné tak, aby byl v jednotlivých shlucích relativně podobný počet jezer. Grafické znázornění hierarchického shlukování je provedeno pomocí balíčku *dendextend* (Galilil 2015).

Nemetrické vícerozměrné škálování je metoda redukce počtu proměnných vhodná pro zobrazování mnohazměrných dat, obzvláště s komplikovanějšími mírami vzdáleností. Výchozím bodem je původní matice vzdáleností z mnohazměrného prostoru a cílem je určit body stejného množství pozorování v prostoru o menším počtu dimenzí tak, aby matice vzdáleností v tomto redukovaném prostoru byla co nejbližší té původní. V práci je tato metoda použita pro zobrazení výsledků shlukové analýzy do dvou rozměrů a používá stejnou míru vzdáleností.

## **Zobecněný lineární model**

Klasický lineární model ve tvaru  $y = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \varepsilon$ , kde  $Y$  je závislá proměnná,  $\mathbf{X}$  vektor nezávislých proměnných,  $\boldsymbol{\beta}$  vektor parametrů a  $\varepsilon$  náhodná složka, je postaven na předpokladu, že proměnná  $Y$  je spojitá kvantitativní s hodnotami v rozmezí  $(-\infty; \infty)$ . Jelikož počet druhů ani počet jedinců určitého druhu v jezeře nesplňuje tyto podmínky, je potřeba pracovat s třídou modelů označovaných souhrnně jako zobecněný lineární model, který umožňuje pracovat se závislou proměnnou  $Y$  jiného typu. V práci využívám tři regresní modely – Poissonovský, negativně binomický a multinomický.

Poissonovský regresní model je postaven na logaritmické transformaci  $\log(y) = \boldsymbol{\beta}\mathbf{X} + \varepsilon$ , přičemž střední hodnota Poissonova rozdělení je zároveň jediný parametr tohoto rozdělení i jeho rozptyl  $E(Y) = \lambda = Var(Y)$ , tedy po transformaci  $(\lambda|\mathbf{x}) = e^{\boldsymbol{\beta}\mathbf{x} + \varepsilon}$ . Z tohoto tvaru vyplývá interpretace parametrů Poissonovské regrese – hodnota parametru  $\beta_i$  určuje multiplikativní změnu očekávané hodnoty počtu druhů či jedinců daného druhu v jezeře při jednotkové změně proměnné  $X_i$  ceteris paribus. Toto

rozdělení používám pro modelování vlivu na druhovou bohatost. Model se odhaduje za pomoci maximálně věrohodného odhadu (Gelman et al. 2020).

Jelikož Poissonovo předpokládá rovnost střední hodnoty a rozptylu, nemusí dobře zachycovat reálné rozdělení, protože v modelování abundance v ekologii je často rozptyl spíše kvadraticky rostoucí ve vztahu ke střední hodnotě. Tento problém, známý jako *overdispersion*, lze řešit využitím zobecňující úpravy známé jako negativně binomická regrese nebo synonymně gamma-Poissonova regrese, ve které se předpokládá negativně binomické rozdělení abundance  $Y$  se střední hodnotou  $m$  a rozptylem  $Var(Y) = m + km^2$ . Pokud je  $k = 0$ , jedná se zase o Poissonovo rozdělení. Model se odhaduje za pomoci metody iterativně převažovaných nejmenších čtverců. (Gelman et al. 2020)

Negativně binomický regresní model využívám v mnohorozměrném modelování abundance druhů pomocí balíčku *mvabund* (Wang et al. 2021). Autoři argumentují, že tato metoda má větší statistickou sílu odhalit existující vztahy než metody založené na statistických vzdálenostech, jako je například metoda kanonické korespondenční analýzy (Warton et al. 2012). Kritici ovšem namítají, že tato metoda má za určitých podmínek výrazně vyšší chybovost prvního druhu při hledání významných vztahů, než je použitá hladina významnosti (Ter Braak 2017). Pro pořádek zdě opět jen připomínám, že se nesnažím o statistickou inferenci jako takovou, viz výše, a že se jedná jen o jednu z použitých metod pro zjištění nejvýznamnějších vztahů.

Tento algoritmus pracuje tak, že odhaduje negativně binomický regresní model se stejnou sadou vysvětlujících proměnných  $X$  pro každý druh zvlášť a následně simulačně odhaduje p-hodnotu pro vztah mezi proměnnými  $X$  a každým druhem zvlášť a obecně všemi druhy naráz.

Logistický regresní model popisuje vztah mezi *logitem*, což je logaritmus šance, a sadou vysvětlujících proměnných  $logit = \log\left(\frac{\pi}{1-\pi}\right) = \beta X + \varepsilon$ , kde  $\pi$  je pravděpodobnost dosažení hodnoty 1, zatímco druhou možností je hodnota 0. Výše provedená úprava pomocí *logitu* je nutná, neboť převádí pravděpodobnost  $\pi$  s možnými hodnotami v rozmezí  $\langle 0; 1 \rangle$  do tvaru využitelného pro odhad v klasickém lineárním modelu. Nevýhodou je obtížná interpretace parametrů  $\beta_i$ , neboť nejsou přímo spojené s pravděpodobnostmi. Převod z *logitu* zpět na pravděpodobnost je možný, ale není lineární. Interpretovat lze  $\exp(\beta_i)$  jako multiplikativní vliv na šanci  $\left(\frac{\pi}{1-\pi}\right)$  při jednotkové změně  $X_i$  ceteris paribus. Někteří autoři (Gelman et al. 2020) doporučují

použít pravidlo dělení čtyřmi, které říká, že lze  $\beta_i/4$  interpretovat jako maximální možnou změnu pravděpodobnosti  $\pi$  při jednotkové změně vysvětlující proměnné  $X_i$  ceteris paribus.

Tento model je tedy vhodný pro binární proměnné, ale v práci mě zajímá vliv jednotlivých proměnných na zařazení do jednoho ze čtyř vybraných shluků. Zde využívám rozšíření logistické regrese na tzv. multinomický regresní model, ve kterém je vysvětlovaná proměnná kategoriální nominální. Podstatou modelu je, že se jedna z kategorií označí jako výchozí kategorie a následně se odhaduje *logit* pro další jednotlivé kategorie vůči této zvlášť. Interpretačně zde lze mluvit o  $\exp(\beta_i)$  jako o multiplikativním efektu na poměr šancí zařazení do dané kategorie vůči vybrané referenční kategorii a obdobně lze využít pravidlo dělení čtyřmi. V práci se nicméně vzhledem k některým číselným výsledkům vyhýbám této interpretaci a uvažuji odhadnuté parametry relativně – porovnávám hodnoty parametrů pro danou vysvětlující proměnnou  $X_i$  a hledám, pro kterou kategorii (shluk jezer) je při jednotkové změně  $X_i$  nejvyšší nárůst a pokles logitu ceteris paribus. Logistická regrese se obecně odhaduje metodou maximální věrohodnosti, multinomická regrese se odhaduje nejčastěji optimalizací softmax funkce a je v této práci odhadnuta jako jednovrstvá neuronová síť pomocí balíčku *nnet* (Venables & Ripley 2002).

## Regresní stromy

Klasifikační a regresní stromy (Gordon et al. 1984) je sekvenčně tvořený regresní či klasifikační model. V prvním kroku se hledá vysvětlující proměnná a její hodnota, podle které se data rozdělí na dvě části (větvě), aby byla optimalizována účelová funkce. V dalších krocích se zkoumají všechna možná dělení všech větví podle vysvětlujících proměnných a jejich hodnot opět tak, aby případné dělení některé z větví vylepšilo účelovou funkci. Algoritmus končí v okamžiku, kdy již není možné model vylepšit za dodržení předem stanovených podmínek jako je například minimální počet pozorování v jednotlivých děleních. Konečné body stromu se nazývají listy. Pro Poissonovský regresní strom se minimalizuje součet čtvercových odchylek predikované hodnoty od skutečné. Pro multinomický regresní strom se pak minimalizuje Giniho index nečistoty. Výhodou regresních a klasifikačních stromů je možnost přehledného grafického znázornění v podobě rozhodovacího stromu a dále možnost zachytit podmíněné vztahy v jednotlivých větvích. Nevýhodou je špatná práce s multikolinearitou, kdy vliv jedné proměnné může zastínit vliv jiné proměnné, která je

s ní silně korelována. Pro výpočet používám balíček *rpart* (Therneau & Atkinson 2019) a pro zobrazení *rattle* (Williams 2011).

## Moranovo I

Moranovo  $I = \frac{N}{W} \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}$  je indexem prostorové autokorelace.

Zásadním parametrem pro určování hodnot jsou váhy  $w_{ij}$ , které popisují jak daleko či blízko jsou si v prostoru jednotlivá pozorování s indexem  $i$  respektive  $j$ . Matice těchto vah se obvykle určuje buď podle principu sousednosti – váha 1 je přiřazena pro sousedící pozorování a váha 0 pro nesousedící, nebo podle principu vzdálenosti. Ve své práci používám jako váhu inverzní euklidovskou vzdálenost jezer. Moranovo  $I$  má očekávanou hodnotu  $E(I) = \frac{-1}{N-1}$  a nabývá hodnot v rozmezí  $\langle -1; 1 \rangle$ . Čím dále je pozorované Moranovo  $I$  od své očekávané hodnoty, tím spíše jsou hodnoty prostorově autokorelovány, tedy podobné (v případě pozitivní autokorelace) či opačné (v případě negativní) hodnoty se vyskytují vedle sebe (Moran 1950). Formální test je postaven na normování pozorované hodnoty, přičemž normovaná hodnota má asymptoticky normované normální rozdělení. Výpočet provádím pomocí balíčku *ape* (Paradis & Schliep 2019).

## Mantelův test

Mantelův test (Mantel 1967, pro kritiku a omezení Guillot et al. 2013) je testem korelace mezi dvěma maticemi. Jednou z možností, jak zkoumat vztahy mezi mnohorozměrnými vysvětlovanými a vysvětlujícími proměnnými je vypočítat matici statistických vzdáleností vysvětlovaných proměnných, poté matici statistických vzdáleností vysvětlujících proměnných a určit korelační koeficient, kde do výpočtu vstupují hodnoty jednotlivých buněk těchto matic. Pokud chceme odfiltrovat vliv dalších proměnných, můžeme určit ještě třetí matici vzdáleností proměnných, jejichž vliv chceme vyloučit, a spočítat parciální korelační koeficient. Výpočet korelačního koeficientu je proveden v této práci pro čtyři různé skupiny vysvětlujících proměnných vždy s vysvětlovanými proměnnými (počty druhů). Pro parciální korelace je vždy vytvořena třetí matice vzdáleností obsahující všechny tři další skupiny vysvětlujících proměnných dohromady.

Samotný výpočet korelačního koeficientu je standardní, ale problematický je výpočet p-hodnoty, což řeší právě Mantelův test. Jedná se o permutační test, který

opakovaně náhodně permutuje řádky a sloupce obou (všech tří) matic a pokaždé počítá hodnotu korelačního koeficientu. P-hodnota je pak počet hodnot korelačního koeficientu v permutovaných maticích překračující hodnotu korelačního koeficientu v originálních maticích. V práci používám pro výpočet p-hodnoty 999 permutací pomocí balíčku *vegan* (Oksanen et al. 2020).

## **Kanonická korespondenční analýza**

Kanonická korespondenční analýza (Ter Braak 1986, Legendre & Legendre 2012) patří spolu s redundanční analýzou mezi tzv. přímé ordinační metody, které jsou myšlenkovou úpravou metody hlavních komponent. Osy jsou lineárními kombinacemi hodnot vysvětlujících proměnných (enviromentálních či prostorových faktorů) určených tak, aby, použité jako regresní model, maximalizovaly vysvětlený rozptyl vysvětlovaných proměnných (počty jedinců druhů). Díky tomu lze graficky znázornit vztah mezi těmito proměnnými. Typickým grafickým znázorněním je tzv. triplet, ve kterém lze vidět pozici enviromentálních proměnných znázorněných obvykle šipkami, druhy znázorněné obvykle tečkami s názvem u vybraných z nich a jezera znázorněných obvykle tečkami s jinou barvou či křížky. Úhel mezi šipkami faktorů určuje vztah těchto – pravý úhel značí nezávislost, malý úhel přímý a velký úhel nepřímý vztah. Vzdálenost či blízkost druhů s faktory prostředí, těžiště této práce, pomáhá obdobně určit asociaci mezi těmito. Pro výpočet užívám balíček *vegan* (Oksanen et al. 2020)

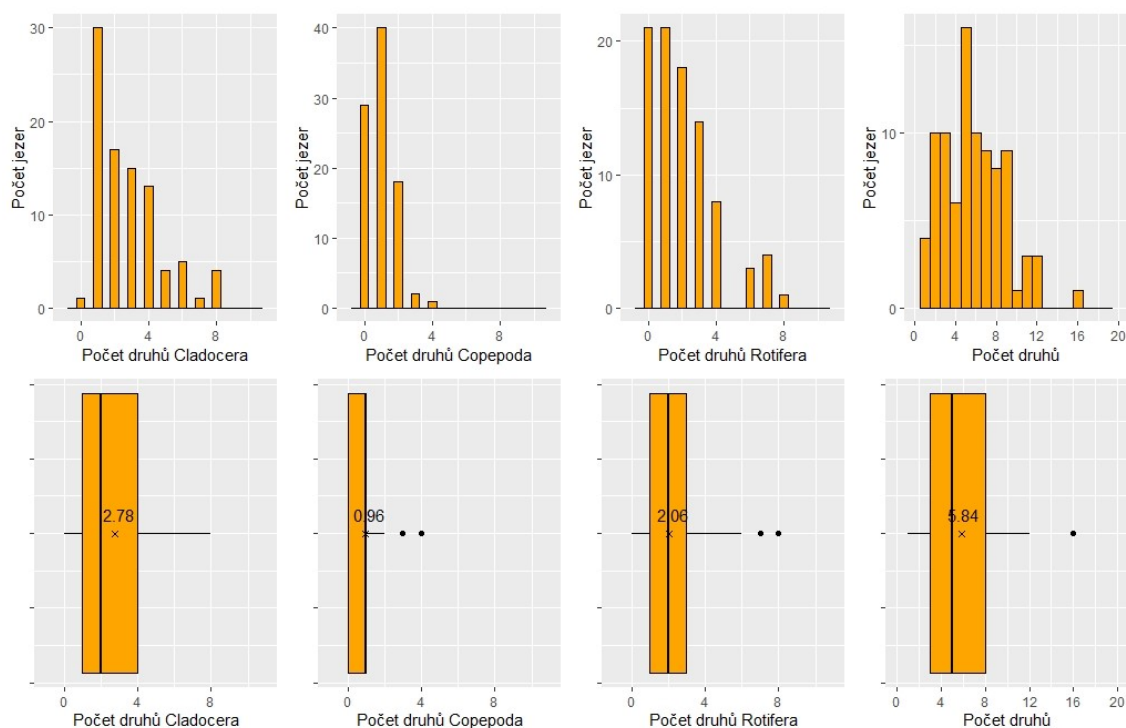
Rozklad rozptylu z kanonické korespondenční analýzy (Borcard et al. 1992) pomáhá určit procentuální vliv jednotlivých (čtyř) skupin faktorů prostředí a jejich kombinací na skupinu vysvětlovaných proměnných (počet druhů). Algoritmus v balíčku *vegan* (Oksanen et al. 2020) určí procento vysvětlené variability ze všech možných kombinací modelů užívajících skupiny vybraných proměnných. Z těchto procent pak určí individuální i kombinovaná procenta variability vysvětlené těmito skupinami proměnných a kombinacemi, které lze zobrazit pomocí Vennova diagramu.

## 5. VÝSLEDKY

### 5.1 EXPLORAČNÍ ANALÝZA A TRANSFORMACE DAT

#### 5.1.1 DRUHOVÁ BOHATOST

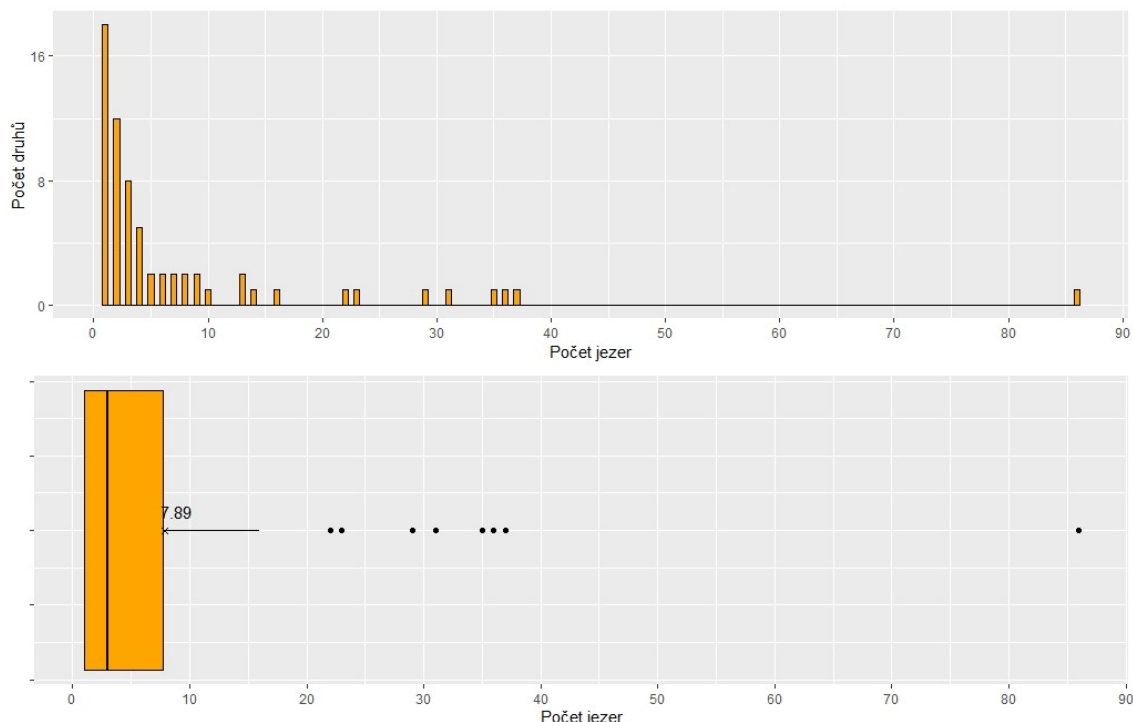
Ve všech litorálních vzorcích studovaných ples (90) bylo nalezeno a určeno 70 druhů zooplanktonu. Obr. 3 popisuje rozdělení taxonomických skupin zooplanktonu jako četnost výskytu jednotlivých druhů dané taxonomické skupiny ve všech devadesáti studovaných tatranských plesech. Nejméně druhově zastoupenou (diverzifikovanou) taxonomickou skupinou byla *Copepoda* (klanonožci). Dohromady v ní bylo jednoznačně určeno 8 druhů. Počet druhů v taxonu *Cladocera* (perloočky) čítal 24. Druhově nejbohatší skupinou byla *Rotifera* (vířníci) s 34 druhy. Průměrný počet druhů perlooček v jednom jezeře byl 2,78, klanonožců 0,96 a vířníků 2,06. Průměrný počet druhů všech zkoumaných taxonů v jednom jezeře byl 5,84.



**Obr. 3 Druhová bohatost zooplanktonu dle taxonomických skupin**

Druhově nejbohatší (8 druhů) na zástupce perlooček byla tři slovenská jezera ve Vysokých Tatrách (Jamské pleso, Nižné Rakytové pleso, Vyšné Rakytové pleso) a jedno polské jezero (Toporowy Staw Niżny). Nejvyšší počet klanonožců (4 druhy) byl nalezen v Malém Hincově plesu, jezeru ležícím ve slovenské části Vysokých Tater. Dlhé pleso Velické bylo charakteristické nejvyšším počtem vířníků (8 druhů), jezero se

také nachází ve slovenské části Vysokých Tater. Nejvyšší druhová bohatost všech zkoumaných taxonů byla zastoupena ve Štrbském plese (16).



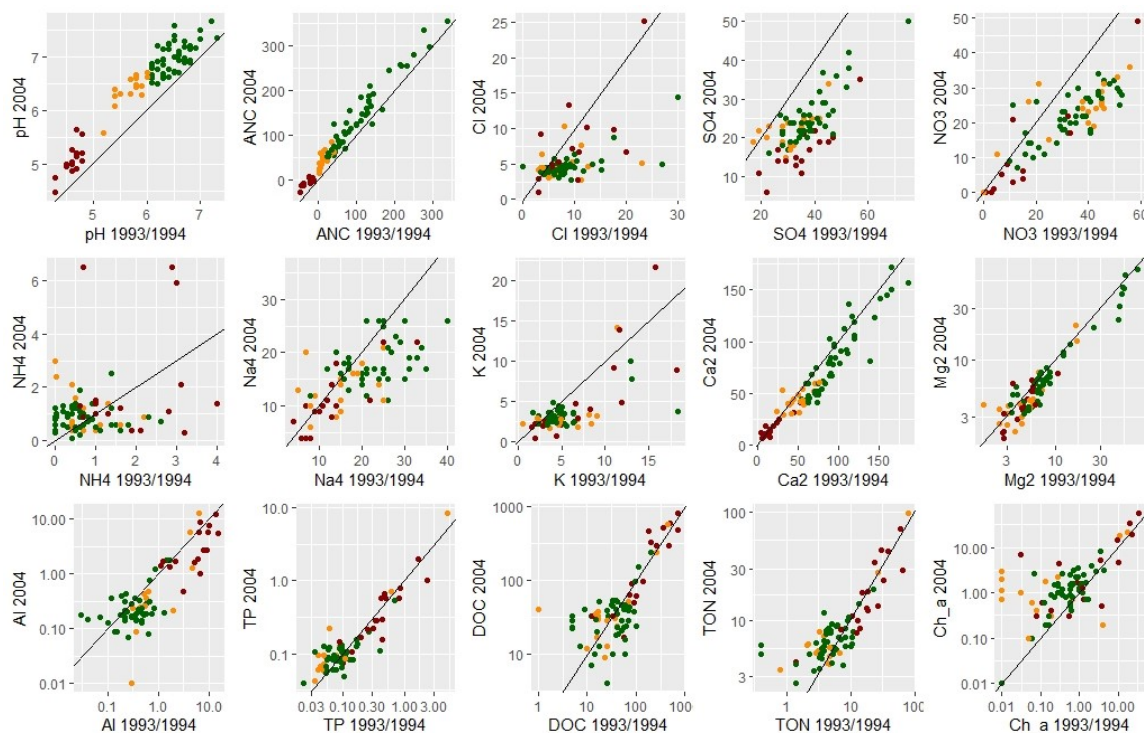
**Obr. 4 Četnost výskytu druhů zooplanktonu v jezerech**

Obr. 4 popisuje četnost výskytu daného druhu ve všech zkoumaných jezerech – 18 druhů se vyskytuje právě v jednom jezeře, 12 druhů se vyskytuje v právě dvou jezerech atd. Mezi nejhojněji vyskytující se druh v tatranských plesech patřil *Chydorus sphaericus* (86 jezer). K dalším druhům, které byly nalezeny již v méně než 50 % jezer, patřil *Acroperus harpae* (37 jezer), *Alona affinis* (36 jezer), *Polyarthra dolichoptera* (35 jezer), *Euchlanis dilatata* (31 jezer) a *Cyclops abyssorum tatricus* (29 jezer). Při průzkumové analýze bylo nalezeno 18 druhů zooplanktonu (*Asplanchna priodonta*, *Brachionus plicatilis*, *Brachionus urceus*, *Cephalodella catelina*, *Cyclops abyssorum tatricus*, *Daphnia lacustris*, *Lecane luna*, *Lepadella acuminata*, *Lepadella ovalis*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Mixodiaptomus tatricus*, *Polyarthra remata*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Streblocerus serricaudatus*, *Trichocerca capucina*), z nichž každý se nacházel právě jen v jednom jezeře. Jeden druh se v průměru vyskytoval v 7,89 jezerech. Tato hodnota je ale silně ovlivněna hojně se vyskytujícími druhy.

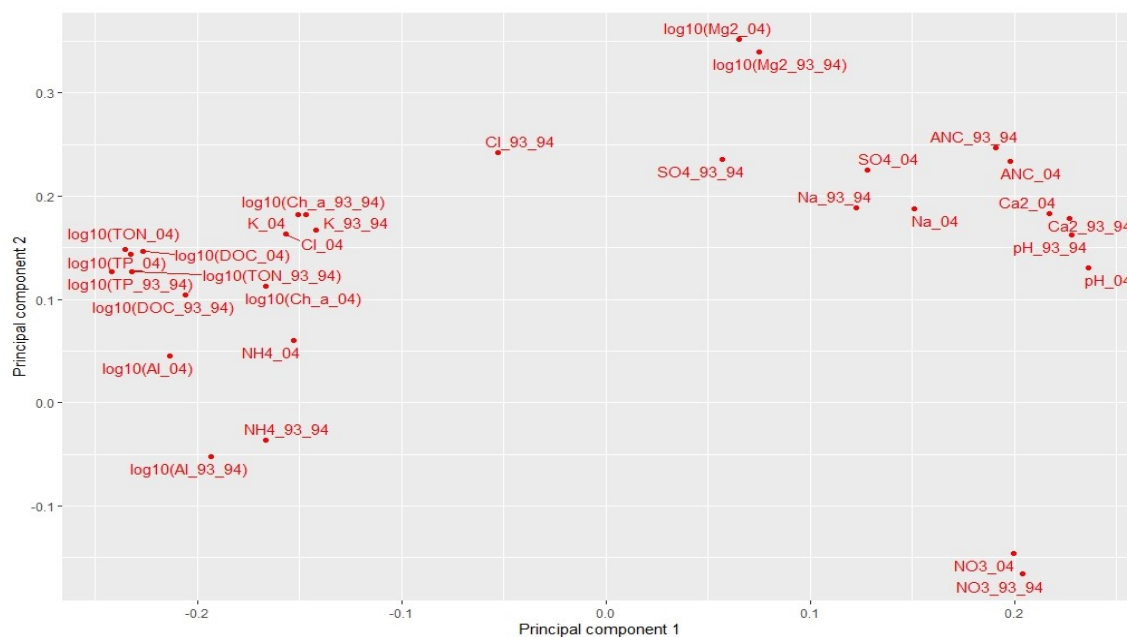


### 5.1.2 CHEMICKÉ PARAMETRY

Každý z grafů v Obr. 5 ukazuje vývoj (pokles /nárůst) jednoho chemického parametru od roku 1993/1994 do roku 2004. Některé z grafů ( $\text{Mg}^{2+}$ , Al, TP, DOC, TON a  $\text{Ch}_a$ ) jsou zobrazeny v logaritmickém měřítku z důvodu příliš velkého rozpětí hodnot. Pro další části práce budou místo těchto chemických parametrů používány jejich dekadické logaritmy. Při srovnání chemických parametrů naměřených v jezerní vodě studovaných ples během acidifikačního období (1993/1994) a období zotavení (2004) byl mezi nimi nalezen silný lineární vztah (Obr. 5). Starší data (1993/1994) nám neposkytují natolik přidanou informaci, abychom je v následujících analýzách dále používali za cenu vyřazení několika jezer s chybějícími údaji o chemismu. Obdobně jsou v Obr. 6 zobrazeny lineární vztahy mezi chemickými parametry pomocí analýzy hlavních komponent, které potvrzují jejich blízkost.



Obr. 5 Vývoj a vztah chemických parametrů z let 1993/1994 a 2004



**Obr. 6** Vztah chemických parametrů z let 1993/1994 a 2004 vyjádřený analýzou hlavních komponent

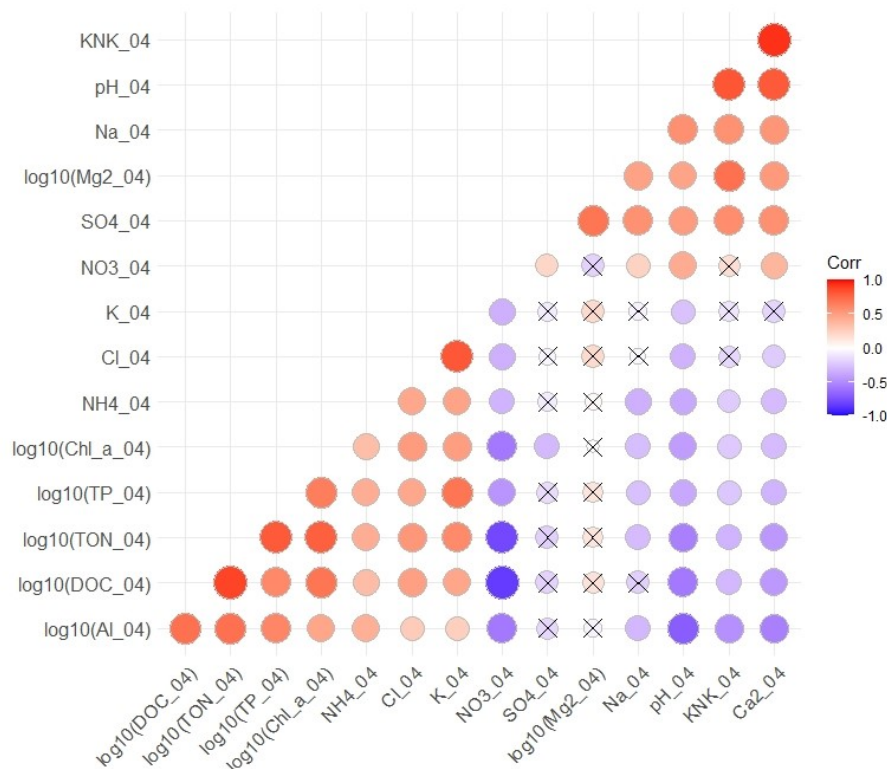
V Tab. 3 jsou vyčísleny hodnoty výběrových korelačních koeficientů popisující vztahy mezi stejnými chemickými parametry pro obě zkoumaná období (např. pH 1993/1994 a pH 2004).

**Tab. 3** Korelační koeficient zkoumaných chemických parametrů

Ukazatel	Korelační koeficient
KNK	0,980
pH	0,952
Ca2	0,952
log10(Mg2)	0,949
log10(TP)	0,904
NO3	0,872
log10(Al)	0,817
log10(TON)	0,810
SO4	0,743
log10(DOC)	0,729
K	0,688
Na	0,667
log10(Ch a)	0,589
Cl	0,547
NH4	0,256

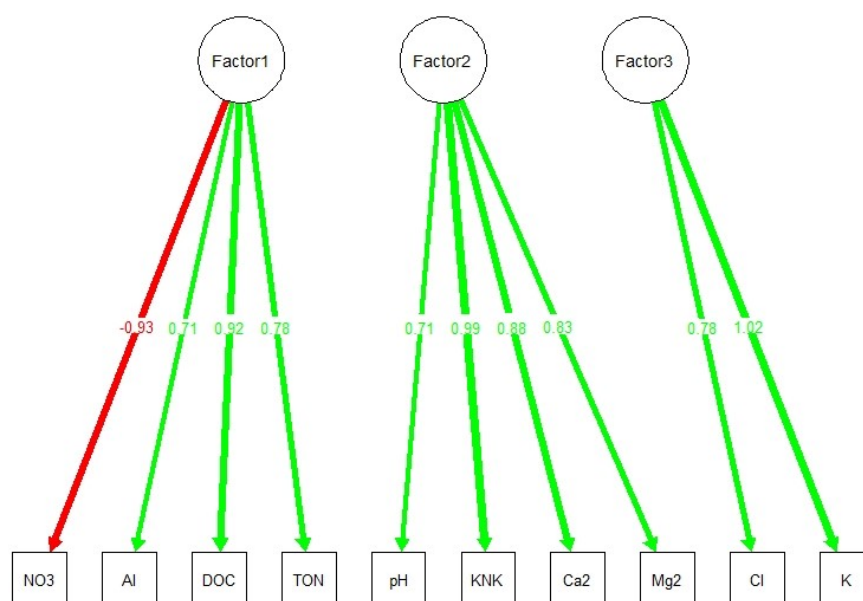
Obr. 7 popisuje korelační vztahy mezi chemickými parametry. Je z něho patrné, že většina proměnných silně koreluje mezi sebou, a proto byla dodatečně provedena faktorová analýza. Velikost kruhů se zvětšuje s rostoucí absolutní hodnotou korelačního koeficientu. Červeně jsou znázorněny pozitivní korelace proměnných, fialově jejich

negativní korelace. Statisticky nevýznamná korelace (na hladině významnosti 5 %) je označena křížky.



**Obr. 7 Korelační matice chemických parametrů z roku 2004**

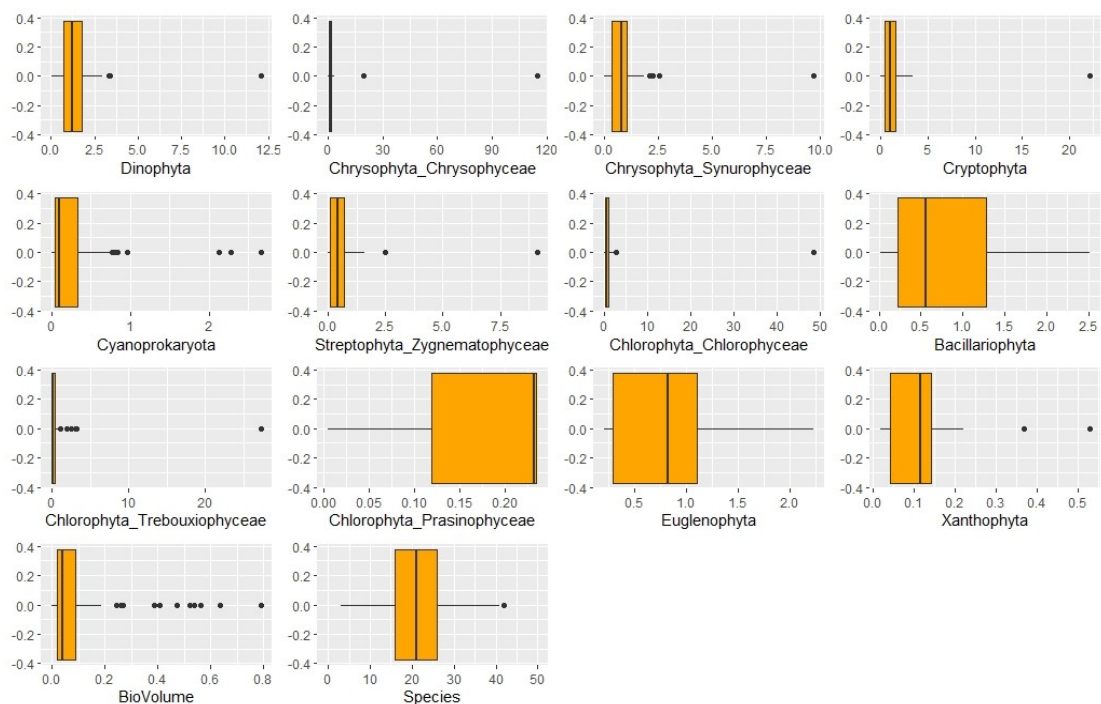
Redukce počtu chemických parametrů z roku 2004 za pomoci faktorové analýzy znázorňuje Obr. 8. V prvním kroku jsme zvolili jako vhodné řešení se třemi faktory a obliminovou rotací. Toto řešení bylo nejbližší k požadované jednoduché struktuře. Při více faktorech obsahovalo řešení faktor složený z pouze jedné proměnné. Po prozkoumání komunalit proměnných bylo vyřazeno pět proměnných ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{Na}^{2+}$ , TP a Ch\_a), které měly nízké komunality nebo příslušely k více faktorům. Faktor 1 zahrnuje především negativní vliv dusičnanů ( $\text{NO}_3^-$ ) na DOC, TON, Al. Faktor 2 shrnuje pozitivní vztah pH, KNK,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a faktor 3 se skládá především z  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^{2+}$ . Mezi druhým a třetím faktorem je slabší negativní vztah (korelace -0,5).



**Obr. 8** Průzkumová faktorová analýza chemických parametrů z roku 2004

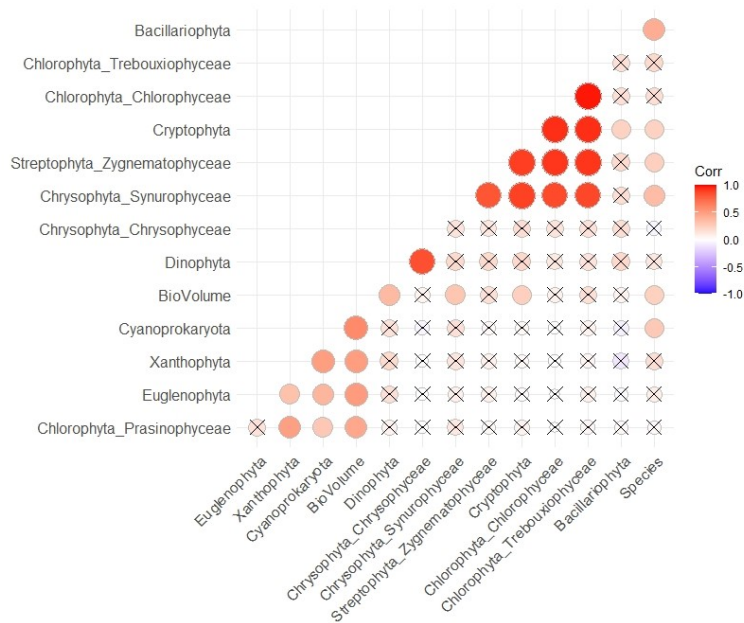
### 5.1.3 DRUHOVÉ SLOŽENÍ FYTOPLANKTONU

Zobrazení dekadického logaritmu biomasy jednotlivých taxonů fytoplanktonu, celkové biomasy fytoplanktonu a počet identifikovaných druhů fytoplanktonu napříč studovanými plesy popisuje Obr. 9. Data byla dostupná pro 88 jezer, pro Čierne Javorové pleso a Dlhé pleso ve Veľkej Studenej dolině data chyběla. V obrázku jsou znázorněny pouze hodnoty větší než 0. Nejméně často se vyskytujícími taxony byla *Chlorophyta\_Prasinophyceae* (3 jezera), *Euglenophyta* (9 jezer) a *Xanthophyta* (13 jezer). Naopak mezi nejvíce rozšířenými taxony v jezerech byly *Chrysophyta\_Chrysophyceae* (86 jezer), *Dinophyta* a *Chlorophyta\_Chlorophyceae* (79 jezer). V Belasém plese nebyla naměřena žádná biomasa fytoplanktonu, identifikovány byly tři druhy.



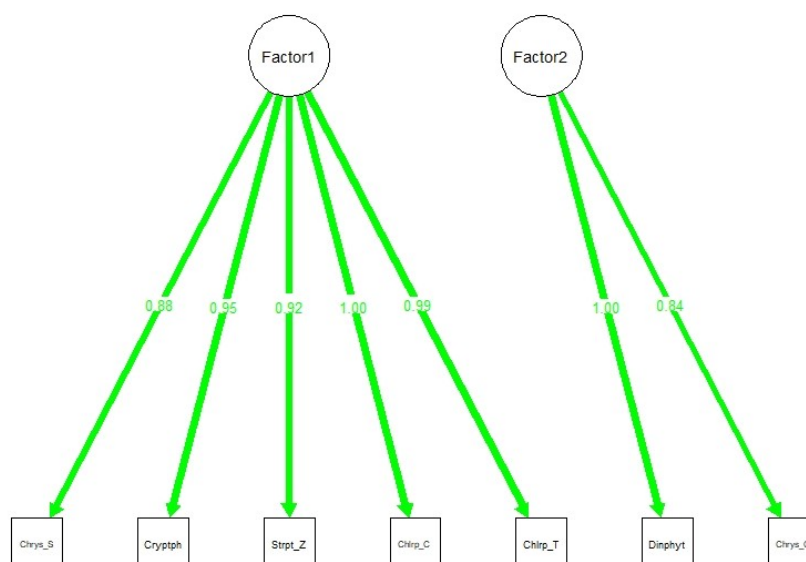
**Obr. 9** Biomasa fytoplanktonu dle taxonomického zastoupení, celková biomasa a množství druhů všech vyskytujících se taxonů

V Obr. 10 je graficky zobrazená korelační matice, která ukazuje několik velmi silných korelací mezi biomasou některých taxonů fytoplanktonu. Nejsilnější vztahy byly popsány pomocí faktorové analýzy mezi 7 taxony (*Cryptophyta*, *Dinophyta*, *Chlorophyta\_Chlorophyceae*, *Chlorophyta\_Trebouxiophyceae*, *Chrysophyta\_Chrysophyceae*, *Chrysophyta\_Synurophyceae*, *Streptophyta\_Zygnematophyceae*).



**Obr. 10** Korelační matice taxonomických skupin fytoplanktonu

Pomocí faktorové analýzy jsme těchto 7 druhů shrnuli do dvou faktorů (Obr. 11). První faktor zahrnuje blízké vztahy mezi pěticí taxonů - *Cryptophyta*, *Chlorophyta\_Chlorophyceae*, *Chlorophyta\_Trebouxiophyceae*, *Chrysophyta\_Synurophyceae*, *Streptophyta\_Zygnematophyceae*. Druhý faktor shrnuje blízký vztah mezi taxony *Dinophyta* a *Chrysophyta\_Chrysophyceae*.

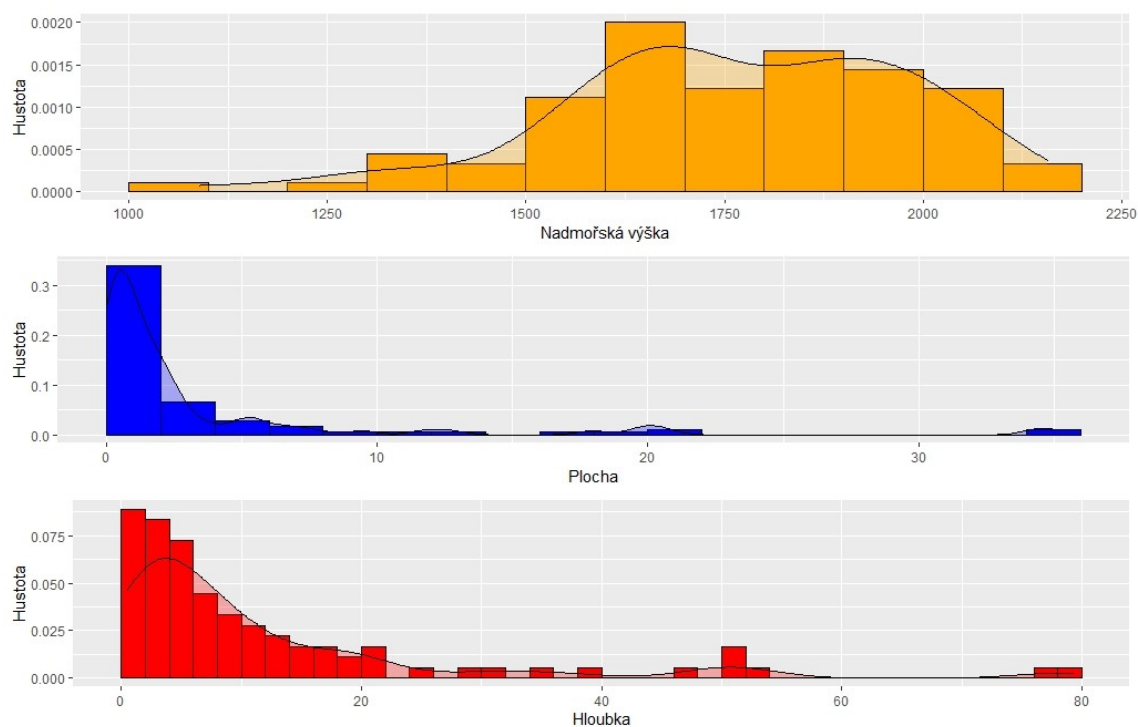


**Obr. 11** Průzkumová faktorová analýza 7 taxonomických skupin fytoplanktonu

#### 5.1.4 DALŠÍ ENVIRONMENTÁLNÍ PARAMETRY

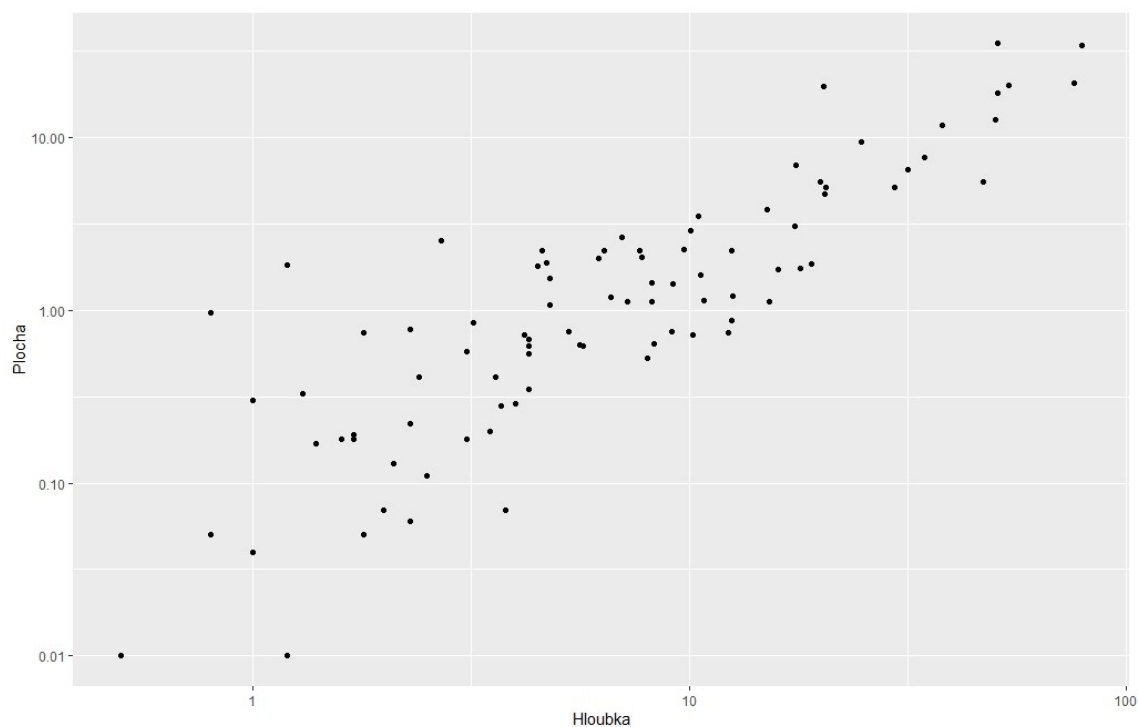
Rozčlenění všech studovaných ples dle jejich nadmořské výšky, plochy a hloubky popisují grafy v Obr. 12. K nejvýše položeným jezerům patří Vyšné Wahlenbergovo pleso (2 157 m. n. m.), Vyšné Terianske pleso (2 124 m. n. m.) a pleso Okružle (2 105 m. n. m.). V nejnižší nadmořské výšce se nachází Toporowy Staw Niżny (1 089 m. n. m.). Morskie Oko (34,93 ha) a Wielki Staw Polski (34,35 ha) patří k plesům s největší rozlohou. Jezera s plochou > 0,01 ha jsou Jedyniak, Dolné pleso n. Račkovými plesy a Maličké Čierne pliesko. Nejhlubšími jezery ze zkoumaných 90 tatranských ples jsou Wielki Staw Polski (79,3 m) a Czarny Staw pod Rysami (76,4 m), k jezerům s nejmenší hloubkou (0,5 m) řadíme Dolné pleso n. Račkovými plesy a Maličké Čierne pliesko.





**Obr. 12 Rozložení nadmořských výšek, ploch a hloubek jezer**

Graf v Obr. 13 ukazuje výrazný vztah mezi dekadickými logaritmy hloubky a plochy jezer. Korelační koeficient těchto dvou proměnných je 0,862.



**Obr. 13 Vztah mezi plochou a hloubkou jezer**

Z Tab. 4 je vidět, že největší počet studovaných ples (62) se nachází ve slovenské části Vysokých Tater. Z 90 zkoumaných jezer byl u 42 lučno/skalnatý charakter povodí, jezer lesních bylo jen 10. Více než polovina ples je exponována k jihu. Zarybněno je pouhých 11 ples z 90.

**Tab. 4 Četnosti kategoriálních environmentálních proměnných. F – lesní, M – alpské louky a zakrslé borovice, MR – lučno/skalnaté, R – skalnaté, N – neacidifikované, A – acidifikované, SA – silně acidifikované, P – polské Tatry, S – slovenská část Vysokých Tater, W – Západní Tatry a Roháče**

Typ povodí		Oblast		Kategorie jezer		Expozice		Ryby	
F	10	P	16	N	54	Jižní	50	Ano	11
M	19	S	62	A	19	Severní	34	Ne	79
MR	42	W	12	SA	17	Ostatní	6		
R	19								

Do Tab. 5 jsem vybrala 3 významné vztahy. Osm z deseti lesních jezer bylo silně acidifikováno, zatímco u ostatních typů povodí převládala jezera neacidifikovaná nebo acidifikovaná (Stuchlík et al. 1985). Většina jezer z polských Tater je exponována k severu, zatímco jezera nacházející se ve slovenské části Vysokých Tater jsou exponována k jihu. Všechna jezera osídlená rybami patřila do kategorie neacidifikovaných ples.

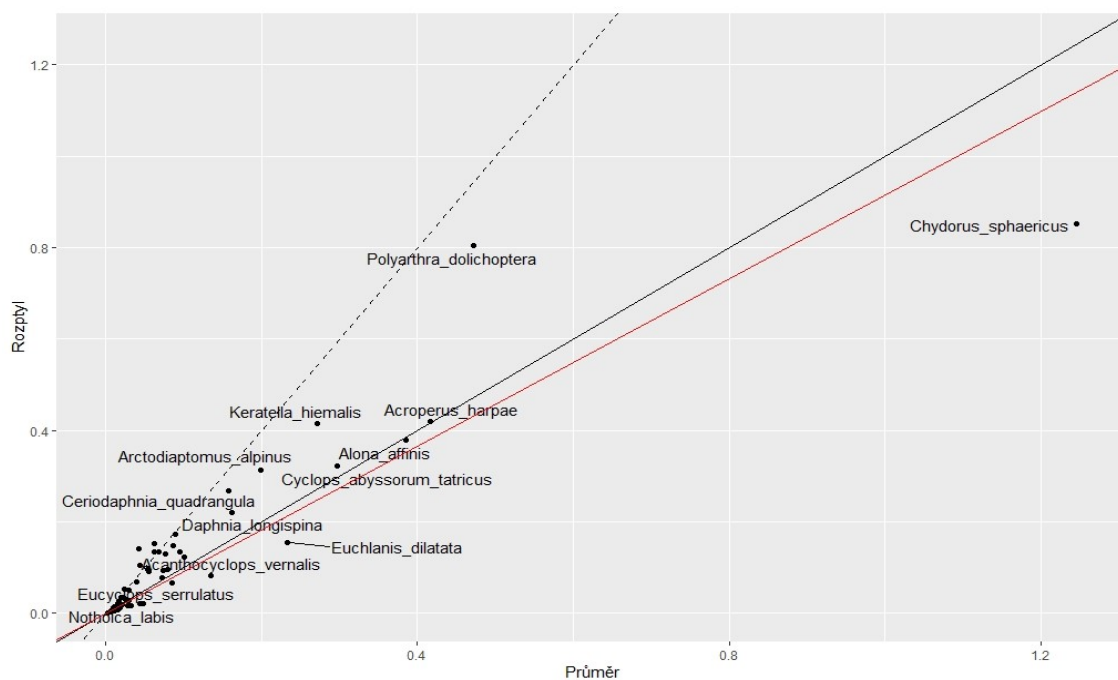
**Tab. 5 Kontingenční tabulky vybraných dvojic environmentálních proměnných. F – lesní, M – alpské louky a zakrslé borovice, MR – lučno/skalnaté, R – skalnaté, N – neacidifikované, A – acidifikované, SA – silně acidifikované, P – polské Tatry, S – slovenská část Vysokých Tater, W – Západní Tatry a Roháče**

Typ povodí					Expozice				Ryby		
Acidifikace	MR	M	R	F	Oblast	Severní	Jiná	Jižní	Acidifikace	Ne	Ano
N	31	13	9	1	P	14	1	1	N	43	11
A	7	3	8	1	S	15	3	44	A	19	0
SA	4	3	2	8	W	5	2	5	SA	17	0

#### 5.1.5 SHLUKOVÁ ANALÝZA PODOBNOSTI DRUHOVÉHO SLOŽENÍ JEZER

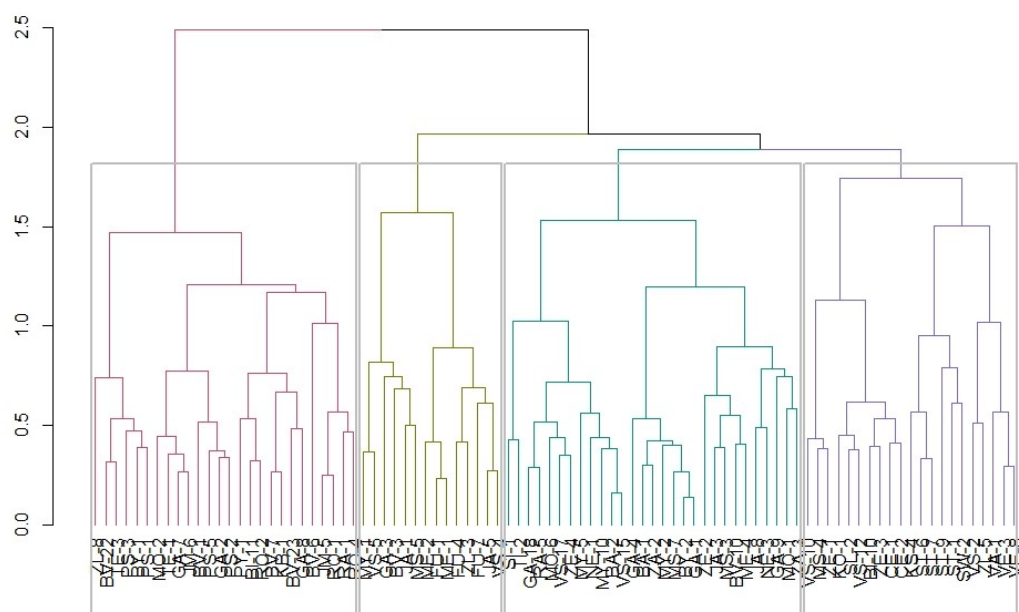
Na Obr. 14 je zobrazen vztah mezi průměrem a rozptylem logaritmizovaného počtu jedinců jednotlivých druhů ve studovaných jezerech. Plná černá čára má sklon 1, černá přerušovaná zobrazuje sklon 2 a červená čára zobrazuje sklon odhadnutý pomocí lineární regrese. Většina druhů se nachází pod sklonem 2, což naznačuje vhodnost použití Brayovy-Curtisovy vzdálenosti. Blízkost většiny druhů ke sklonu 1 odpovídá vlastnosti Poissonova rozdělení.



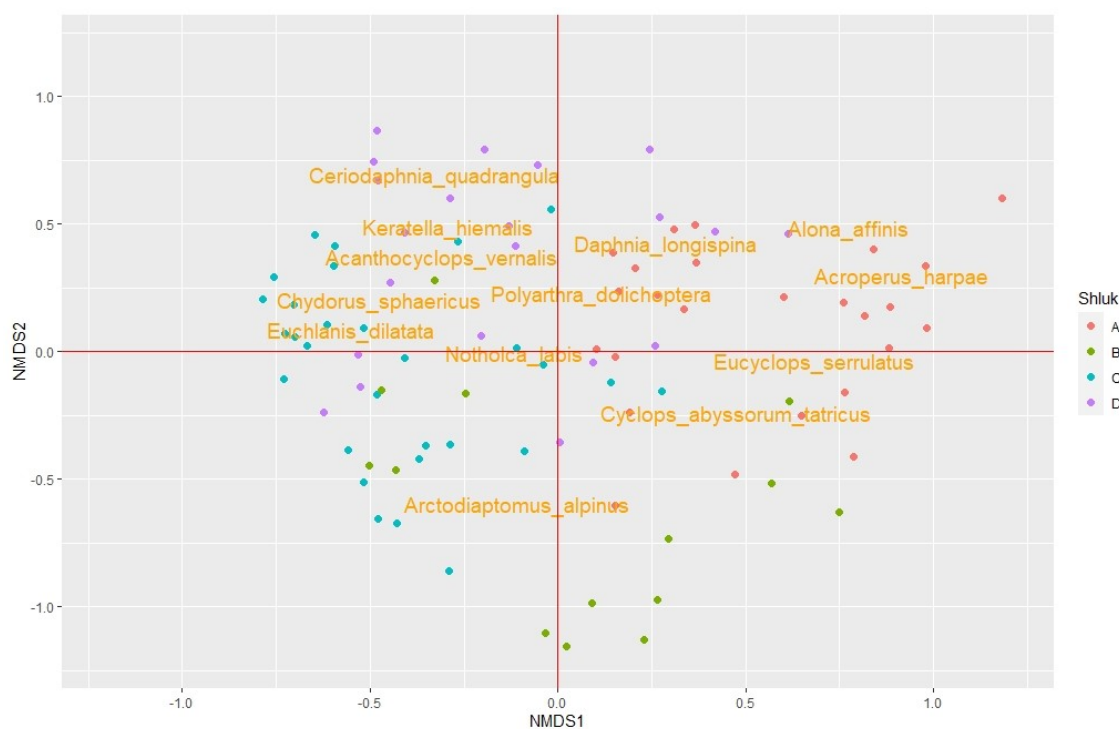


**Obr. 14** Vztah mezi průměrem a rozptylem logaritmizovaného počtu druhů

Výsledky shlukové analýzy druhového složení jezer za použití Brayovy-Curtisovy vzdálenosti a Wardovy metody popisuje Obr. 15. Subjektivně byly identifikovány čtyři shluky o podobném počtu jezer. Vztah mezi shluky a jednotlivými druhy zooplanktonu byl zobrazen pomocí nemetrického vícerozměrného škálování na Obr. 16. Shluk jezer A je podle tohoto zobrazení spojen s druhy *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Daphnia longispina*, *Eucyclops serrulatus* a *Polyarthra dolichoptera*. Ve shluku jezer B se předpokládá častější výskyt vznášivky *Arctodiaptomus alpinus*. Shluky C a D se do značné míry překrývají, přičemž shluk D má blíže k druhům nacházejících se v levém horním kvadrantu (*Acanthocyclops vernalis*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus* a *Keratella hiemalis*). Ve shluku C bychom mohli najít druhy jako *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus*, *Notholca labis* či *Arctodiaptomus alpinus*.



Obr. 15 Shluková analýza jezer dle druhového složení



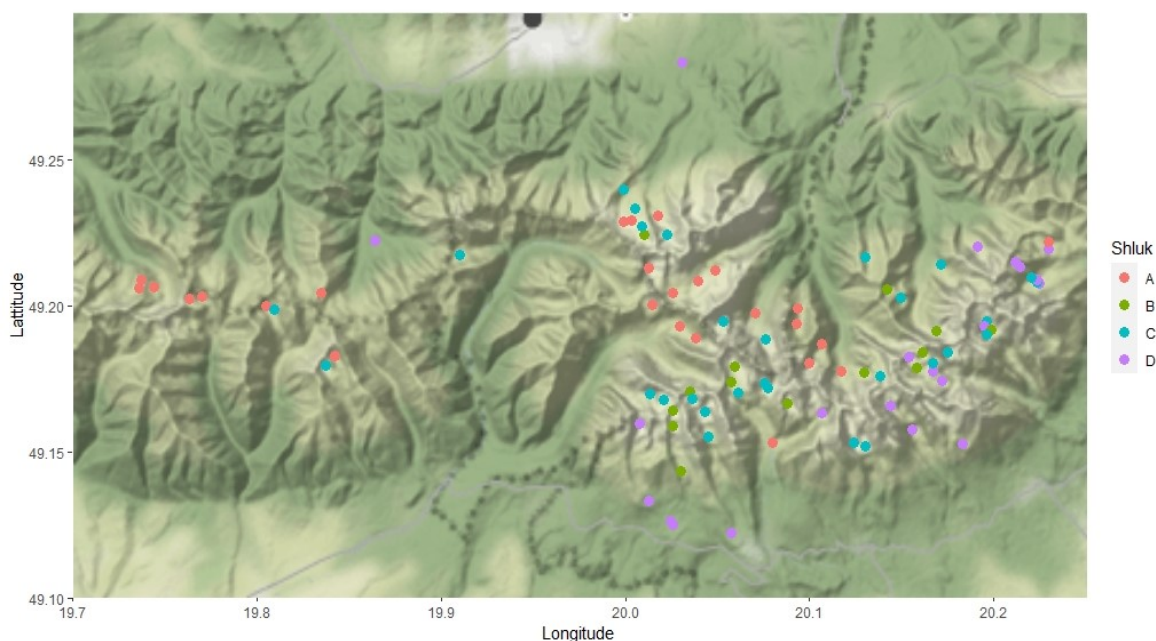
Obr. 16 Shluky jezer zobrazené na nemetrické škále

Druhy, které se ve zkoumaných jezerech vyskytovaly alespoň ve 30 % jezer daného shluku popisuje Tab. 6. Tatranská plesa shluku D měla největší druhovou bohatost i abundanci. Druhou skupinou jezer s velkou diverzitou zooplanktonu byl shluk A. Jezera ve shluku B byla druhově bohatší než shluk C, avšak jednotlivé druhy zde byly zastoupeny v mnohem menším počtu než ve shluku C.

**Tab. 6 Procentuální výskyt druhů ve shlucích jezer**

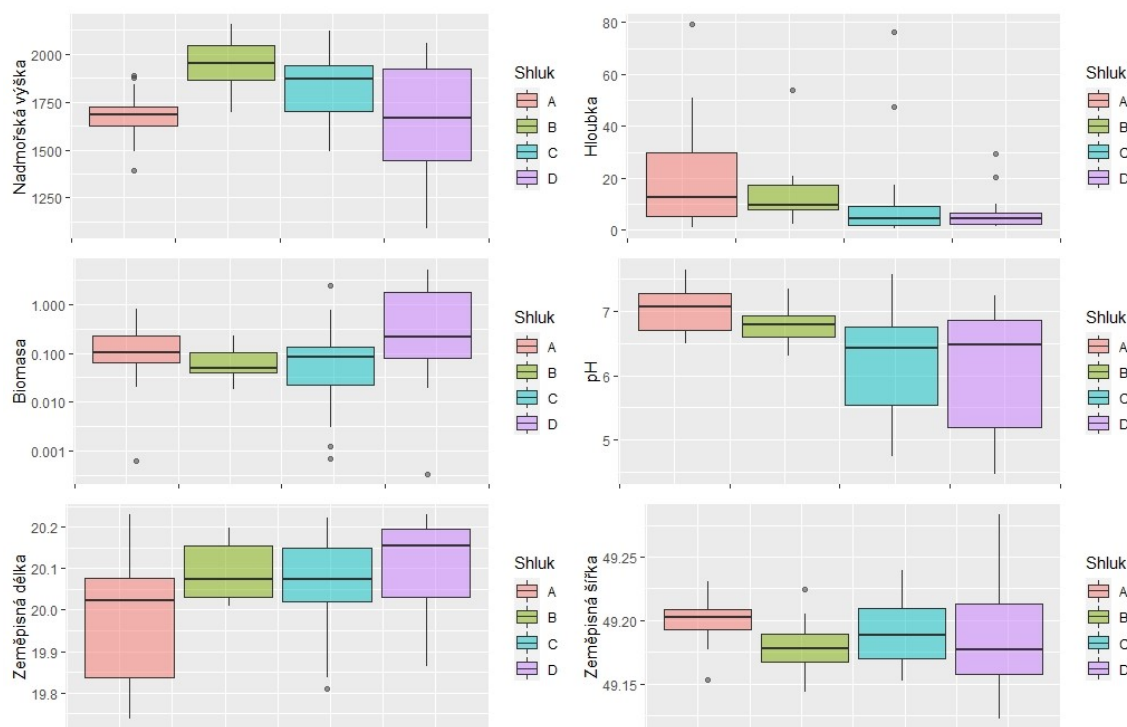
<b>Druh</b>	<b>Shluk A</b>	<b>shluk B</b>	<b>Shluk C</b>	<b>Shluk D</b>
<i>Alona affinis</i>	<b>76,9 %</b>			47,6 %
<i>Acroperus harpae</i>	<b>84,6 %</b>			
<i>Chydorus sphericus</i>	88,5 %	92,9 %	<b>100,0 %</b>	<b>100,0 %</b>
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>				<b>42,9 %</b>
<i>Daphnia longispina</i>	<b>34,6 %</b>			
<i>Arctodiaptomus alpinus</i>		<b>71,4 %</b>		
<i>Acanthocyclops vernalis</i>				<b>33,3 %</b>
<i>Cyclops abyssorum taticus</i>	<b>65,4 %</b>	42,9 %		
<i>Euchlanis dilatata</i>	30,8 %		41,4 %	<b>42,9 %</b>
<i>Keratella hiemalis</i>				<b>33,3 %</b>
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	34,6 %	35,7 %	37,9 %	<b>47,6 %</b>
Průměrný počet jedinců abundantních druhů	21,4	12,7	<b>73,4</b>	52,8
Průměrný počet druhů	6,19	4,29	4	<b>8,76</b>

Shluky jezer dle druhové složení v geografickém zobrazení znázorňuje Obr. 17. Shluk A se vyskytuje nejvíce v Západních Tatrách a severní části Tater Vysokých. Shluk B je situován především do jihovýchodní oblasti Vysokých Tater, zatímco jezera shluku C se nacházejí nejpočetněji ve Vysokých Tatrách a v menším zastoupení i v Tatrách Západních. Shluk D tvoří jezera, která jsou umístěna především v jihovýchodní oblasti zejména Vysokých Tater.



**Obr. 17 Geografické zobrazení shluků jezer podle druhové složení**

Vybrané charakteristiky studovaných jezer popisují grafy v Obr. 18. V prvním grafu jsou zobrazeny shluky jezer vyskytující se od 1600 m. n. m. do 1740 m. n. m. (shluk A), jezera položená nejvýše (shluk B) a jezera nacházející se v širokém rozmezí hodnot nadmořské výšky (shluk D). Ve shluku A se vyskytují mnohem častěji hlubší jezera než ve shluku D. Obecně nalezneme ve shluku jezer D široké rozpětí hodnot jak pro nadmořskou výšku, pH, tak i biomasu fytoplanktonu. Ve shluku C a D nalezneme jezera s nejvyšší aciditou.



Obr. 18 Vybrané charakteristiky shluků jezer

## 5.2 ANALÝZY VTAHŮ

Z původních vysvětlujících proměnných bylo po jejich redukci na faktory chemismu a fytoplanktonu vyraženo několik dalších proměnných pro nadbytečnost či silnou korelaci s jinými (např. chlorofyl s biovolume fytoplanktonu, GPS souřadnice s oblastí tater a expozicí jezer či kategorie acidifikace s pH). Všechny vysvětlující proměnné, které vstupující do modelů jsou v Tab. 7.

**Tab. 7 Vysvětlující proměnné vstupující do modelů**

<b>Chemické</b>	<b>Fytoplankton</b>	<b>Morfometrie</b>	<b>Prostorové</b>
SO4	<i>Cyanoprokaryota</i>	Plocha	Zem. délka
NH4	<i>Bacillariophyta</i>	Hloubka	Zem. šířka
Na	<i>Chlorophyta Prasinophyceae</i>	Nadm. výška	
TP	<i>Euglenophyta</i>	Ryby	
F1	<i>Xanthophyta</i>	Povodí	
F2	BioVolume		
F3	Počet druhů		
	F1		
	F2		

### 5.2.1 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DRUHOVOU BOHATOST

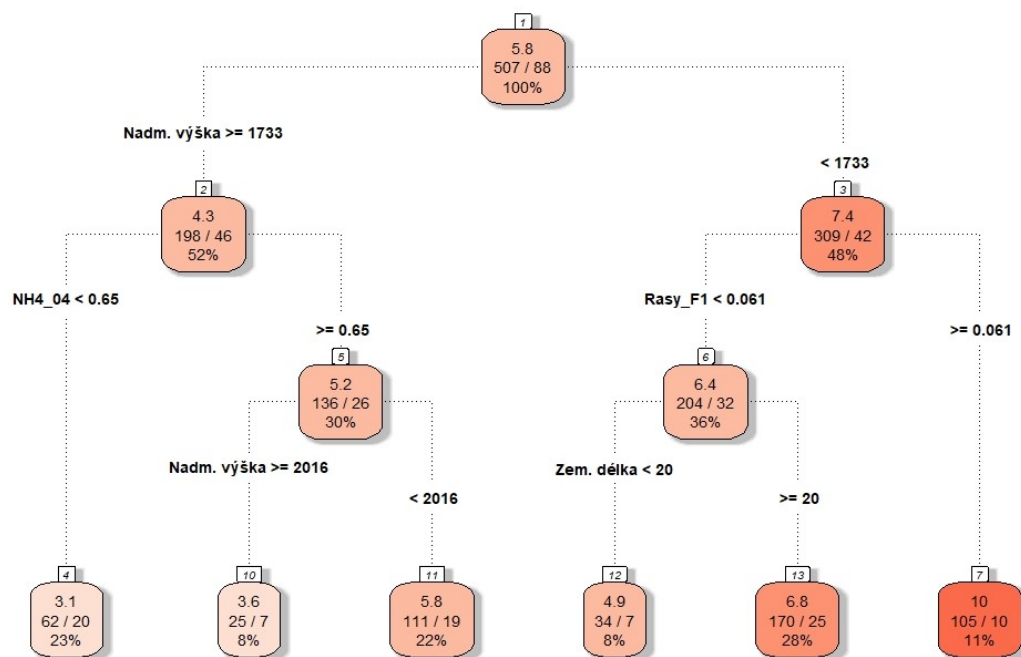
Pro Poissonovu regresi byly všechny kvantitativní vysvětlující proměnné centrovány (od každé hodnoty byl odečten průměr dané proměnné) z důvodu lepší interpretability výsledků, zejména významu konstanty regresního modelu. Vysvětlující kategoriální proměnné byly překódovány na dummy proměnné, kde základní kategorií byla vždy ta s nejvyšší četností. Podle výsledků této Poissonovy regrese (Tab. 8) odhadujeme vlivy působící na druhovou bohatost společenstev zooplanktonu. Poslední sloupec udává procentuální změnu bohatosti při jednotkové změně dané vysvětlující proměnné. U proměnné Povodí\_R se jedná o rozdíl mezi skalnatým a lučno-skalnatým (MR) povodím. Konstanta modelu se dá interpretovat jako odhadnutý počet druhů (5,75) v jezeře s průměrnými charakteristikami. S rostoucí nadmořskou výškou, zeměpisnou šířkou a hodnotou třetího faktoru z chemické analýzy ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ , viz podkapitola 5.1.2.) klesá počet druhů v jezeře. S rostoucím počtem druhů řas v jezeře naopak druhová bohatost zooplanktonu stoupá. U jezer se skalnatým charakterem povodí za jinak stejných podmínek se druhová bohatost snižuje o 21,6 %. Rozdíl mezi koeficienty tohoto modelu a modelu se všemi vysvětlujícími proměnnými byl zanedbatelný.

**Tab. 8 Výsledky krokové Poissonovy regrese. S.E. – směrodatná chyba, z value – hodnota testové statistiky z, exp(koef) – exponenciální koeficient**

	Koeficient	S.E.	z value	Reziduální odchylka	exp(koef)	%
Konstanta modelu	1,7491	0,0530	32,98	140,6	5,750	
Nadm. výška (100 m)	-0,1156	0,0287	-4,03	100,4	0,891	-10,9 %
Zem. šířka (1/100 stupně)	-0,0544	0,0155	-3,52	91,4	0,947	-5,3 %
Počet druhů fytoplanktonu	0,0107	0,0066	1,63	87,5	1,011	1,1 %
Povodí R	-0,2429	0,1400	-1,74	84,9	0,784	-21,6 %
Chemismus F3	-0,0935	0,0568	-1,65	81,9	0,911	-8,9 %

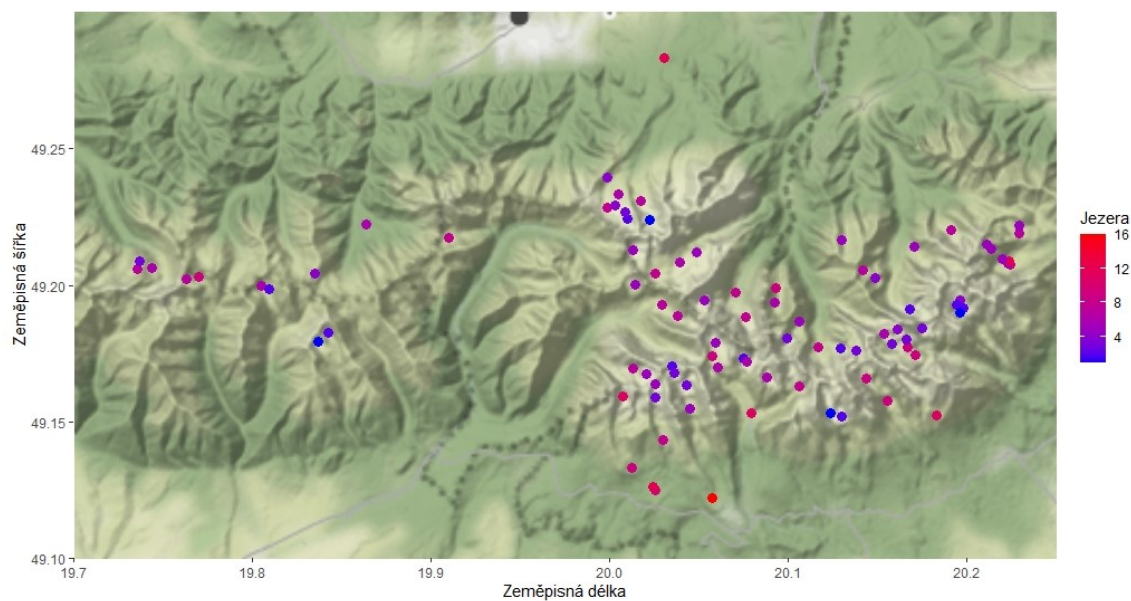
Regresní strom (Obr. 19) ukazuje, že nejvýznamnější proměnnou ovlivňující druhovou bohatost zooplanktonu tatranských ples je nadmořská výška. U dvaceti jezer nacházejících se v 1733 m. n. m. a výše, s koncentracemi amonného kationtu ( $\text{NH}_4^+$ ) nižšími než  $0,65 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  je průměrná bohatost druhů zooplanktonu nejnižší (3,1). Sedm jezer nacházejících se v nadmořské výšce 2016 m. n. m. a výše, s hodnotami  $\text{NH}_4^+$  vyššími než  $0,65 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  má průměrný počet druhů v jezeře 3,6. Devatenáct jezer se stejnými hodnotami  $\text{NH}_4^+$ , ale nacházejících se v polohách mezi 1733 m. n. m. a 2016 m. n. m. má průměrnou druhovou bohatost 5,8, což zároveň odpovídá celkovému průměru druhové bohatosti.

Sedm ples ležících v Tatrách v polohách nižších než 1733 m. n. m., s nižšími hodnotami prvního faktoru z analýzy fytoplanktonu (*Cryptophyta*, *Chlorophyta\_Chlorophyceae*, *Chlorophyta\_Trebouxiophyceae*, *Chrysophyta\_Synurophyceae*, *Streptophyta\_Zygnematophyceae*, viz podkapitola 5.1.3.) a nacházejících se na západ od 20° zeměpisné délky, mají průměrnou druhovou bohatost 4,9. Dvacet pět jezer ležících východněji je druhově bohatších (6,8). Deset ples, která nalezneme ve stejné nadmořské výšce, ale s vyššími hodnotami prvního faktoru z analýzy fytoplanktonu, je druhově nejbohatší (10).



Obr. 19 Poissonovský regresní strom

Tab. 9 spolu s Obr. 20 ukazují pozitivní prostorovou autokorelaci druhové bohatosti. Tento vztah se dá interpretovat tak, že jezera s podobnou druhovou bohatostí jsou v prostoru umístěna blízko sebe. Druhý a třetí sloupec ukazují prostorové autokorelace reziduí (chyb) dvou výše použitých regresních modelů. Tyto korelace jsou velmi slabé, což vyjadřuje korektnost modelu ve vztahu k prostoru.



Obr. 20 Mapa tatranských jezer podle druhové bohatosti



**Tab. 9** Prostorová autokorelace druhové bohatosti a regresních modelů. S.D. – směrodatná odchylka

	Druhová bohatost	Rezidua Poissonovy regrese	Rezidua Poissonova regresního stromu
Pozorované Moranovo I	0,0789	0,0087	-0,0225
Očekávané Moranovo I	-0,0115	-0,0115	-0,0115
S.D. Moranova I	0,0294	0,0295	0,0295
p-hodnota	0,0021	0,4940	0,7086

### 5.2.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍSLUŠNOST KE SHLUKU

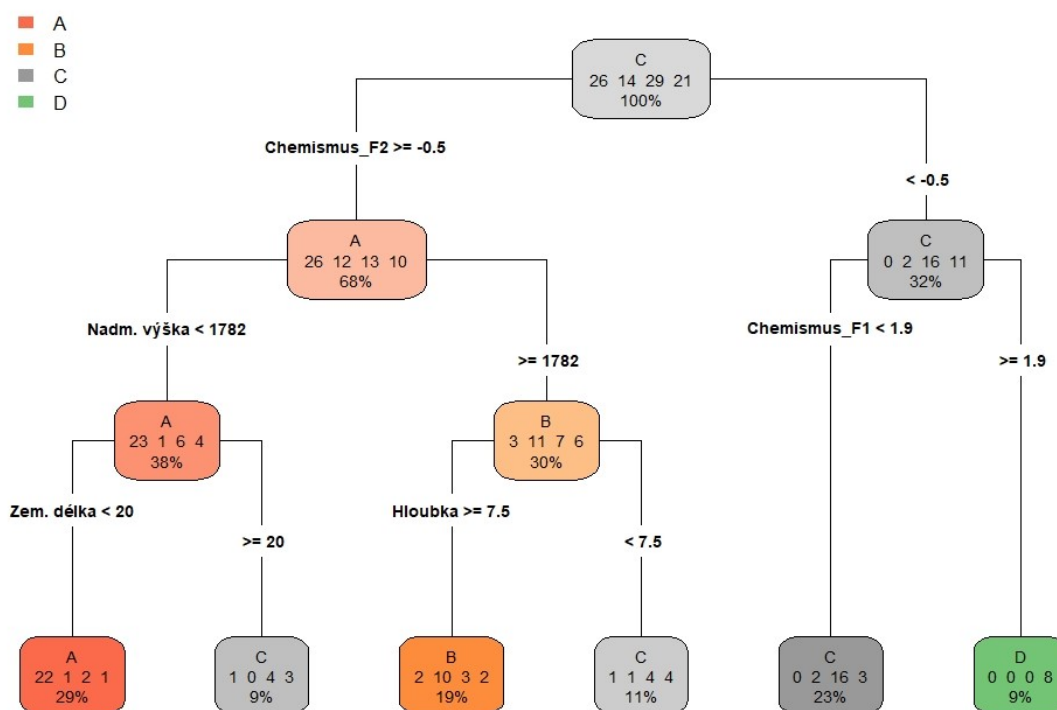
Z Tab. 10 vyplývá, že pravděpodobnost příslušnosti ke shluku B (jezera s malou druhovou bohatostí, nejmenší abundancí jednotlivých druhů a častým výskytem druhu *Arctodiaptomus alpinus*) je za jinak stejných podmínek rostoucí se zvyšující se nadmořskou výškou, s lučním charakterem povodí, se snižující se biomasou fytoplanktonu a s malým zastoupením taxonomické skupiny řas *Xantophyta*. Pravděpodobnost příslušnosti jezera ke shluku C (jezera s nejnižší druhovou bohatostí a nejvyšší druhovou abundancí) je za jinak stejných podmínek rostoucí s rostoucí hodnotou třetího faktoru chemické analýzy ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ , viz podkapitola 5.1.2.) a s klesající hodnotou druhého faktoru chemické analýzy ( $\text{pH}$ ,  $\text{KNK}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ), v tomto shluku nenalezneme zarybněná jezera. Náležitost jezera ke shluku A (vyšší druhová bohatost a častý výskyt druhů *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Daphnia longispina*) je za jinak stejných podmínek pravděpodobnější s klesající nadmořskou výškou, umístěním jezera blíže k západu, klesající hodnotou třetího faktoru z chemické analýzy a rostoucí hodnotou druhého faktoru chemické analýzy a výskytu taxonu *Xantophyta*. Tato jezera jsou častěji osídlena rybami. Jezera s vyšší pravděpodobností příslušnosti ke shluku D (nejvyšší druhová bohatost a častý výskyt druhů *Acanthocyclops vernalis*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*) mají, za jinak stejných podmínek, východnější polohu, vyšší biomasu fytoplanktonu a charakter jejich povodí není spíše tvořen loukami.



**Tab. 10 Multinomický krokový regresní model příslušnosti jezer ke shlukům (A, B, C, D). S.E. – směrodatná chyba**

	Koeficienty			S.E.		
	A	B	D	A	B	D
Konstanta modelu	-3,796	-7,235	-0,996	1,455	3,209	0,862
Nadm. výška(100 m)	-1,544	1,279	0,019	0,617	0,567	0,280
Zem. délka (1/100 stupně)	-0,010	0,020	0,186	0,045	0,056	0,077
Chemismus_F3	-6,104	-2,713	-0,190	2,078	2,187	1,653
Povodí M	4,578	6,300	-17,57	1,962	2,201	0,000
BioVolume řas*100	-0,118	-0,288	0,183	0,131	0,124	0,082
Chemismus_F2	1,654	1,340	0,457	0,685	0,705	0,670
Ryby	26,08	24,69	17,03	3,296	3,453	6,263
<i>Xantophyta</i> *100	0,237	-0,667	-0,050	0,145	1,048	0,117

Podle výsledků multinomického regresního stromu (Obr. 21) můžeme tvrdit, že jezera ve shluku A jsou charakteristická vyššími hodnotami druhého faktoru chemické analýzy (pH, KNK,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , viz podkapitola 5.1.2.), nacházejí se ve výšce nižší než 1782 m. n. m. a soustředěna jsou v západní oblasti Tater. Ve shluku B nalezneme jezera ležící v 1782 m. n. m. a výše, se stejnými hodnotami druhého faktoru chemické analýzy jako u shluku A a s hloubkou 7,5 m a více. Shluk C je podle regresního stromu charakterizován nízkými hodnotami druhého i prvního faktoru ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al viz podkapitola 5.1.2.) chemické analýzy. Jezera shluku D mají nízké hodnoty druhého faktoru chemické analýzy, ale vyšší hodnoty prvního faktoru chemické analýzy. Další dvě větve multinomického regresního stromu nevedou k úplně jasnému rozlišení shluku C a D.



**Obr. 21 Multinomický regresní strom**

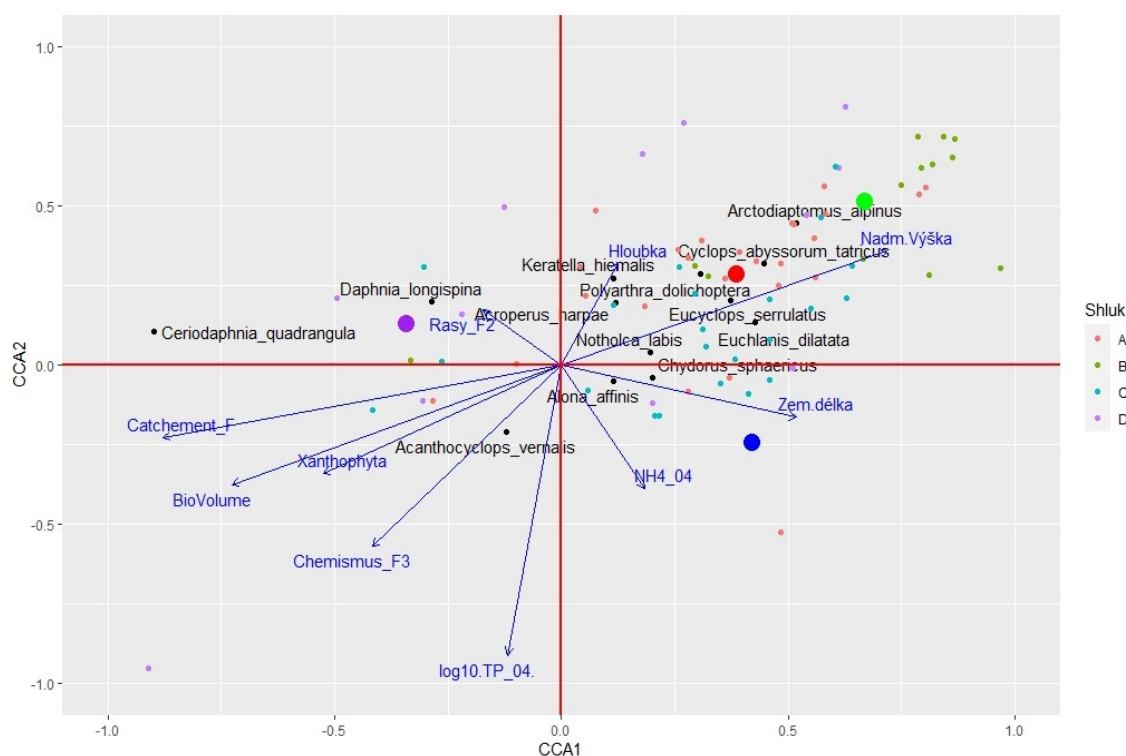
Shluky A a D vykazují statisticky významnou pozitivní autokorelaci v prostoru. Ačkoli by se z Obr. 19 (podkapitola 5.1.5.) mohlo zdát, že jsou shluky B a C také pozitivně prostorově autokorelovány, není tomu tak. Důvodem je, že jezera shluku A a D jsou relativně často obklopena jezery ze stejného shluku, zatímco jezera shluku B a C jsou často obklopena jezery z ostatních shluků. Rezidua regresních modelů nevykazují prostorovou autokorelaci, což značí dobrou specifikaci těchto regresních modelů (Tab. 11).

**Tab. 11 Prostorová autokorelace shluků a reziduí regresních modelů. S.D. – směrodatná odchylka, MN – multinomický regresní model, A, B, C, D – shluky, MNRT – multinomický regresní strom**

	A	B	C	D	Rezidua MN A	Rezidua MN B	Rezidua MN C	Rezidua MN D	Rezidua MNRT
Pozorované Moranovo I	0,179	0,020	-0,029	0,109	-0,034	0,003	-0,047	-0,051	-0,015
Očekávané Moranovo I	-0,011	-0,011	-0,011	-0,011	-0,012	-0,012	-0,012	-0,012	-0,011
S.D. Moranova I	0,029	0,028	0,029	0,029	0,029	0,029	0,029	0,029	0,029
p-hodnota	3,3E-11	0,275	0,532	2,5E-05	0,443	0,614	0,212	0,185	0,910

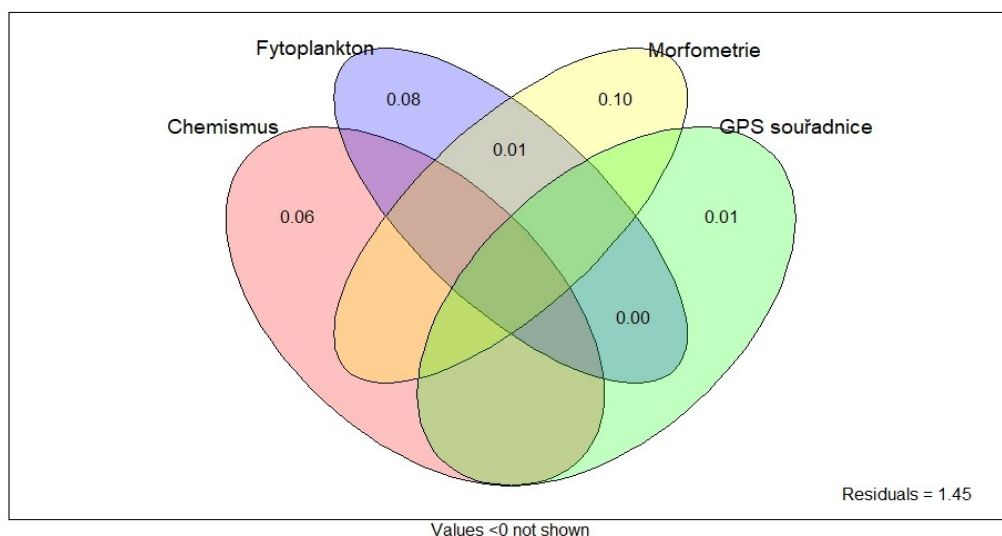
### 5.2.3 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DRUHOVÉ SLOŽENÍ A ABUNDANCI

Druhy *Arctodiaptomus alpinus*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Eucyclops serrulatus*, *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra dolichoptera* upřednostňují plesa ležící ve vyšších nadmořských výškách, s nízkou biomasou fytoplanktonu, malým zastoupením taxonu *Xanthophyta* a nejedná se o plesa s lesním charakterem povodí. Oproti tomu *Acanthocyclops vernalis* preferuje mělká jezera, s vysokými koncentracemi fosforu a vysokými hodnotami třetího faktoru chemické analýzy ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ , viz podkapitola 5.1.2.). *Notholca labis* je slabě pozitivně asociována s nadmořskou výškou. *Alona affinis* a *Chydorus sphaericus* jsou velmi slabě spojeny s vyššími hodnotami zeměpisné délky (jezera ležící na východě Tater). *Acroperus harpae* a *Keratella hiemalis* se nacházejí v hlubokých jezerech s nižšími hodnotami třetího faktoru chemické analýzy. *Daphnia longispina* se častěji vyskytuje v jezerech s vyššími hodnotami druhého faktoru analýzy fytoplanktonu (*Dinophyta* a *Chrysophyta* *Chrysophyceae*, viz podkapitola 5.1.3.), nacházejících se v západní části Tater. *Ceriodaphnia quadrangula* výrazně nekoreluje s žádným faktorem (Obr. 22).



**Obr. 22 Kanonická korespondenční analýza druhového složení a environmentálních faktorů**

Rozklad rozptylu kanonické korespondenční analýzy znázorňuje Obr. 23. Na rozptyl druhového složení má největší vliv morfometrie jezer (10 %), následuje druhová skladba fytoplanktonu (8 %) a chemické složení jezerní vody (6 %), přičemž nejmenší mírou je druhové složení ovlivněno polohou jezer (1 %).



**Obr. 23 Rozklad rozptylu kanonické korespondenční analýzy**

Tab. 12 ukazuje hodnoty korelačního koeficientu mezi distanční maticí druhového složení a čtyřmi distančními maticemi vyjadřujícími jednotlivé skupiny faktorů (fytoplankton, GPS souřadnice, chemismus, morfometrie jezer). Distanční matici druhů jsem počítala pomocí Brayovy-Curtisovy vzdálenosti, distanční matici souřadnic pomocí Euklidovské vzdálenosti a ostatní matice pomocí Canberra vzdálenosti. Parciální testy byly počítány tak, že distanční matice kontrolujících proměnných obsahovala všechny ostatní proměnné. Výsledky ukazují poměrně významný vztah mezi druhovým složením a morfometrií jezer, o něco slabší vztah mezi druhovým složením a polohou jezer (GPS) či chemismem. Mantelův test nenachází žádný významný vztah mezi druhovým složením a složením fytoplanktonu.

**Tab. 12 Mantelův test**

Mantelův test			Mantelův parciální test	
	Druhy vs.	p-hodnota	Druhy vs.	p-hodnota
Chemismus	0,123	0,002	0,087	0,014
Fytoplankton	0,027	0,345	-0,054	0,85
Morfometrie	0,173	0,001	0,157	0,001
GPS	0,133	0,003	0,107	0,009

Za pomoci série negativně binomických regresních modelů a simulačních testů byly určeny faktory (Tab. 13) s nejsilnějším vlivem na druhovou abundanci zooplanktonu. K těm nejvýznamnějším patří první faktor chemické analýzy ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al viz podkapitola 5.1.2.), lesní charakter povodí a zeměpisná délka (Z, V). Z výsledků výše zmíněných testů byly též vybrány nejvýznamnější vztahy (Tab. 14) mezi abundancí jednotlivých druhů zooplanktonu a vysvětlujícími proměnnými. Znaménko (+/-), které bylo určeno z individuálních regresních modelů, značí, zda je asociace pozitivní nebo negativní.

**Tab. 13 Vliv faktorů na druhovou abundanci zooplanktonu**

Faktor	p-hodnota
Chemismus F1	0,001
Povodí F	0,001
Zeměpisná délka	0,001
SO4	0,005
Fytoplankton druhy	0,005
Nadm. výška	0,007
NH4	0,008
Na	0,017
Povodí M	0,021
Hloubka	0,078

**Tab. 14 Vliv faktorů na výskyt a druhovou abundanci konkrétních druhů zooplanktonu**

Druh	Významné faktory individuálně
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	
<i>Acroperus harpae</i>	Chemismus F1(+), Povodí F (-), Nadm. výška (-), Fytoplankton biovolume (+), Na (+)
<i>Alona affinis</i>	Chemismus F1(+), Povodí F (-), SO4 (-), Na (+)
<i>Arctodiaptomus alpinus</i>	Zem. délka (+), Nadm. výška (+), Povodí M(+)
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Fytoplankton druhy (-), Chemismus F1(+)
<i>Cyclops abyssorum taticus</i>	Fytoplankton druhy (+), Povodí F (-)
<i>Daphnia longispina</i>	Zem. délka (-), Na (-)
<i>Eucyclops serrulatus</i>	
<i>Euchlanis dilatata</i>	
<i>Chydorus sphaericus</i>	NH4(+), SO4(+)
<i>Keratella hiemalis</i>	
<i>Notholca labis</i>	Hloubka (+)
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	Povodí R (-)

## 5.3 DRUHOVÁ BOHATOST ZOOPLANKTONU TATRANSKÝCH JEZER V ČASE

V této podkapitole se věnuji srovnání druhového složení zooplanktonu 90 tatranských jezer v období před acidifikací, během ní a po jejich zotavení. Porovnání výskytu jednotlivých druhů zooplanktonu v daných období nebylo možné statisticky zpracovat. Vědecké výzkumy týkající se druhové bohatosti zooplanktonu tatranských ples shromážděné Minkiewiczem (1914, 1917), Lityńskim (1917), Kubíčkem & Vlčkovou (1954), Ertlem & Vranovským (1964), Ertlem et al. (1965), Hrbáčkem et al. (1974) týmem kolem E. Stuchlíka (1978-1996) a V. Sacherovou (2004) se bohužel věnují jen vybraným plesům a vybraným taxonomickým skupinám zooplanktonu. Srovnání je obtížné také z důvodu odlišné terminologie druhů a názvů jezer a také velmi velké heterogenity druhů pro každé jezero.

Ve všech 90 litorálních vzorcích tatranských ples, které byly pro tuto studii zpracovány, jsem našla a určila 70 druhů zooplanktonu. K historickému porovnání výskytu druhů v jezerech jsem ze svých dat zvolila ty, které se vyskytovaly alespoň v 10 ze všech studovaných ples. Jedná se o třináct druhů – *Acanthocyclops vernalis* (Fisher 1853), *Acroperus harpae* (Baird 1835), *Alona affinis* (Leydig 1860), *Arctodiaptomus alpinus* (Imhof 1885), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller 1785), *Cyclops abyssorum taticus* (Kožmíński 1927), *Daphnia longispina* (O.F. Müller 1785), *Eucyclops serrulatus* (Fisher 1853), *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller 1785), *Keratella hiemalis* (Carlin 1943), *Notholca labis* (Gosse 1887), *Polyarthra dolichoptera* (Idelson 1925). Při tomto srovnání nebyl brán ohled na charakter vzorků (pelagiální/litorální).

Druh *Acanthocyclops vernalis* se hojně vyskytoval v tatranských jezerech zkoumaných Minkiewiczem (1914, 1917), kde je označen jako *Cyclops vernalis*. Woźnicka (1964) popsala tento druh v letech 1868-1917 v jezerech Wielki-, Przedni- a Czarny Staw Polski. Tento druh zmiňuje ve své studii o zooplanktonu Popradského plesa Ertl & Vranovský (1964) a o nalezení zástupců tohoto druhu v jezerech v pásmu kosodřeviny píše i Hrbáček et al. (1974). Ze 102 zkoumaných tatranských ples v letech 1978–1996 byl *Acanthocyclops vernalis* určen ve 43 jezerech (Hořícká et al. 2006). O výskytu této buchanky píše i Stuchlík et al. (1985). *Acanthocyclops vernalis* se dle Vranovského et al. (1994) vyskytoval v 11 (Štvrté Roháčské pleso, Tretie Roháčské pleso, Druhé Roháčské pleso, Prvé Roháčské pleso, Ťatliakovo pliesko, Zelené pliesko

pod Zverovkou, Vyšné Jamnické pleso, Nižné Jamnické pleso, Malé Račkovovo pleso, Vyšné Bystré „velké“ pleso, Nižné Bystré pleso) ze 14 zkoumaných západotatranských ples. Dle Kneslové et al. (1997) byla tato buchanka v letech 1990-1991 nalezena ve Starolesnianském plese. V 90 litorálních vzorcích tatranských ples z roku 2004 se *Acanthocyclops vernalis* vyskytoval ve 22 plesech, přičemž ve 14 z těchto jezer se tento druh vyskytoval i v letech 1978–1996 (Zmrzlé pleso, Vyšné Jamnické pleso, Nižné Jamnické pleso, Malé Hincovo pleso, Vyšné Terianske pleso, Nižné Terianske pleso, Vyšné Račkovovo pleso, Tiché pleso, Slavkovské pleso, Nižné Rakytovské pleso, Vyšné Rakytovské pleso, Zelené Krivánske pleso a Starolesnianske pleso). V Popradském plese se v roce 2004 *Acanthocyclops vernalis* nevyskytoval. Nejvíce jedinců tohoto druhu (33 jedinců) se vyskytovalo v roce 2004 ve vzorku Vyšného Rakytovského plesa.

Výskyt čočkovce *Acroperus harpae* zmiňuje v obou svých studiích tatranských ples Minkiewicz (1914, 1917). Dle Sacherové et al. (2006) se v roce 1917 vyskytoval v těchto čtrnácti jezerech – Czarny Staw Gasienicowy, Długi Staw Gasienicowy, Zielony Staw Gasienicowy, Zmarzły Staw Gasienicowy, Dwoisty Staw Wschodni, Zadni Staw Polski, Litvorové pleso, Velké Hincovo pleso, Malé Hincovo pleso, Czarny Staw pod Rysami, Morskie Oko, Czarny Staw Polski, Wielki Staw Polski, Vyšné Temnosmrečinské pleso. V letech 1868-1917 byl nalezen dle Woźnicka (1964) nalezen v jezerech Czarny Staw, Przedni Staw, Wielki Staw a Zadni Staw Polski. V roce 1950 (R data set) byl nalezen v deseti z výše zmíněných jezerech (vyjma Długi-, Zmarzły Staw Gasienicowy, Dwoisty Staw Wschodni a Wielki Staw Polski) a oproti roku 1917 ještě v těchto pěti jezerech – Čierne pleso Kežmarské, Horné Roháčské pleso, Nižné Jamnické pleso, Pusté pleso a Vyšné Žabie Bielovodské pleso (Sacherová et al. 2006). Tento druh perloočky se vyskytoval i v roce 1961-1963 v Popradském plese (Ertl & Vranovský 1964) a Ertl et al. (1965) jej našli ve Velkém Hincově plese. Hrbáček et al. (1974) se druhu *Acroperus harpae* zmiňuje v souvislosti s plesy ležícími nad hranicí lesa. Woźnicka (1964) popisuje výskyt perloočky *Acroperus harpae* v letech 1962-1964 v jezeře Wielki Staw Polski. Sacherová et al. (2006) uvádí výskyt tohoto čočkovce v roce 1980 (vzorky z let 1978-1982) pouze v jediném jezeře, a to v Malém Hincově plese. V letech 1992-1994 se *Acroperus harpae* vyskytoval již ve třinácti jezerech, v nichž byl nalezen v letech 1917 a 1980, a nově se objevil v Sataniem plesu a Slavkovském plesu (Sacherová et al. 2006). Vranovský et al. (1994) popsal výskyt druhu *Acroperus harpae* ve čtveřici Roháčských ples (Prvé, Druhé, Třetí, Štvrté), ve Vyšném i Nižném Jamnickém plese a ve Vyšném Račkovém plese. V roce 2004 byl

nalezen v Popradském plese a ze 14 jezer popsaných Minkiewiczem jsem tento druh perloočky determinovala ve dvanácti z nich (chyběl v plese Długi Staw Gasienicowy a Zmarzły Staw Gasienicowy). Z 90 zkoumaných vzorků tatranských ples z roku 2004 se *Acroperus harpae* nacházel ve 36. Nejhojněji se vyskytoval ve vzorku Českého plesa (679 jedinců).

*Alona affinis* byla v roce 1917 Minkiewiczem nalezena ve 13 jezerech. S výjimkou ples Długi a Zmarzły Staw Gasienicowy se vyskytovala ve 12 stejných jezerech jako *Acroperus harpae* v tomto roce, a navíc ještě v Čiernem plese Kežmarském (Sacherová et al. 2006). V roce 1950 (R data set) byla nalezena ve 21 jezerech, z nichž 11 se shodovalo s rokem 1917 (Sacherová et al. 2006). Tento druh čočkovce se vyskytoval v letech 1961-1963 v Popradském plese (Ertl & Vranovský 1964) a Ertl et al. (1965) popsal v Malém Hincově plesu výskyt Alony sp. v malém počtu. Woźnicka (1964) udává nález této perloočky v letech 1962-1964 v jezerech Mały Staw Polski a Wielki Staw Polski. Hrbáček et al. (1974) zmiňuje druh *Alona affinis* v jezerech ležících nad hranicí lesa stejně jako u perloočky *Acroperus harpae*. Ve vrcholném období acidifikace obývala *Alona affinis* pouze Čierne pleso Kežmarské (Sacherová et al. 2006). Dle Sacherové et al. (2006) se v letech 1992-1994 tento druh vyskytoval ve 13 jezerech – Czarny-, Zielony- a Zadni Staw Gasienicowy, Čierne pleso Kežmarské, Horné Roháčské pleso, Malé Hincovo pleso, Morskie oko, Nižné Jamnické pleso, Satanie pleso, Slavkovské pleso, Vyšné Temnosmrečinské pleso, Vyšné Žabie Bielovodské pleso a Wyżni Mnichowy Stawek IX. Ve vzorcích z roku 2004 se z 90 ples vyskytovala *Alona affinis* ve 35 z nich. Nejvyšší počet jedinců tohoto druhu byl zaznamenán ve vzorku Českého plesa (197 jedinců).

*Arctodiaptomus alpinus* byl až do roku 1971 (Kiefer) determinován a chybně nazýván jako *Arctodiaptomus bacillifer* (Hořická et al. 2006). Tento druh byl nalezen v tatranských plesech již v letech 1914 (16 jezer) a 1917 (11 jezer) Minkiewiczem, determinován jako *Diaptomus bacillifer*. O hojném počtu jedinců tohoto druhu v Malém i Velkém Hincově plese hovoří Ertl et al. (1965). Dle Hrbáčka et al. (1974) se tento druh vznášivky vyskytoval zejména ve větších plesech ležících v pásmu kosodřevin, přičemž i Stuchlík et al. (1985) se o druhu *Arctodiaptomus alpinus* zmiňuje v souvislosti s většími a hlubšími jezery v Tatrách. Kneslová et al. (1997) popisuje nález tohoto druhu v L'adovém plese a Malém Hincově plese v letech 1990-1991. Dále se o výskytu tohoto druhu zmiňuje Hořická et al. (2006), kdy ve vzorcích 102 ples z roku 1978-1996 byl *Arctodiaptomus alpinus* nalezen ve 12 z nich (Čierne Kežmarské



pleso, L'adové pleso vo Veľkej Studenej dolině, Nižné Terianske pleso, Okružle pleso, Popradské pleso, Pusté pleso, Velké a Malé Hincovo pleso, Vyšné Furkotské pleso, Vyšné a Prostredné Zbojnické pleso, Zelené Javorové pleso. Z 90 vzorků tatranských ples z roku 2004 byla tato vznášivka nalezena ve 13, přičemž v 11 z těchto ples se *Arctodiaptomus alpinus* vyskytoval i v letech 1978-1996. Nejhojněji se v roce 2004 vyskytoval ve vzorku L'adového plesa (1264 jedinců).

Osídlení pěti tatranských ples druhem *Ceriodaphnia quadrangula* popisuje v roce 1914 Minkiewicz. V roce 1917 byla nalezena pouze ve Starolesnianském plese (Sacherová et al. 2006), nicméně o jejím výskytu v jezerech Tater píše i Lityński (1917), ovšem bez zmínky o konkrétním jezeře. Vranovský et al. (1994) zmiňuje výskyt této perloočky pouze v Zeleném pliesku pod Zverovkou. Jak uvádí Sacherová et al. (2006), *Ceriodaphnia quadrangula* se v od roku 1950 (R data set) až do roku 2000 nevyskytovala ani v jednom ze 46 studovaných ples. V roce 2000 opět osídlila Starolesnianské pleso. Ze 102 vzorků tatranských ples z let 1978-1996 byla dle Hořické et al. (2006) nalezena v 7 jezerech (Jamské pleso, Malé Tomanovské pleso, Malé Čierne pleso, Nižné Rakytovské pleso, Štrbské pleso, Trojrohé pleso a Wyżni Toporowy Staw). Ve 13 jezerech z 90 se vyskytovala v roce 2004, přičemž v pěti z nich byla nalezena i v letech 1978-1996. Největší počet jedinců druhu *Ceriodaphnia quadrangula* byl nalezen v Trojrohém plese (3747 jedinců).

*Cyclops abyssorum tatricus* byl Einslem (1996) popsán jako skupina variabilních druhů druhu *Cyclops abyssorum* (Hořická et al. 2006). U Minkiewicz (1914, 1917) je tento druh tatranských ples determinován jako *Cyclops strenuus*. Ze vzorků pěti polských jezer (Czarny-, Mały-, Przedni-, Wielki- a Zadni Staw Polski) z let 1962-1964 se tato buchanka nacházela ve všech (Woźnicka 1964). Ertl & Vranovský (1964) zmiňují také druh *Cyclops tatricus* v pelagiálu Popradského plesa a Ertl et al. (1965) ve Velkém Hincově plese. Hrbáček et al. (1974) popisuje výskyt této dravé buchanky (tehdy *Cyclops tatricus*) v jezerech alpského pásma i pásma kosodřeviny. Stuchlík et al. (1985) popisuje druh *Cyclops abyssorum tatricus*, jako obyvatele velkých a hlubokých jezer v Tatrách. Dle Vranovského et al. (1994) byl tento druh nalezen ze 14 zkoumaných ples v 5 (Nižné Jamnické pleso, Vyšné Bystré „velké“ pleso, Vyšné a Malé Račkově pleso). Ze 102 studovaných ples v letech 1978-1996 byl nalezen Hořickou et al. (2006) ve 35 z nich. V roce 2004 se *Cyclops abyssorum tatricus* nacházel ve 29 jezerech z 90. Vzorek plesa Wielki Staw Polski obsahoval nejvíce jedinců tohoto druhu (301).

V tatranských plesech se vyskytující druh *Daphnia longispina* je dle Petruska et al. (2007) skupinou druhů, které se odlišují tvarem těla a hlavy či délkou spiny. Minkiewiczem (1914, 1917) a Lityńskim (1913, 1917) byl tento druh perloočky rozlišován na druhy tři (*Daphnia longispina-longispina*, *Daphnia longispina-rosea* a *Daphnia longispina-lacustris*). Výskyt perloočky *Daphnia longispina* uvádí Woźnicka (1964) v letech 1962-1964 v plesech Przedni-, Wielki- a Zadni Staw Polski. Dle Hrbáčka et al. (1974) obývá tato perloočka menší plesa v pásmu lesa jako např. Jamské pleso a Rakytovská plesa. Hořická et al. (2006) popisuje v letech 1978-1996 výskyt druhu *Daphnia longispina-rosea* ve 22 tatranských plesech ze 102 zkoumaných. V letech 1990-1991 byla *Daphnia longispina* nalezena v Temnosmrečinských plesech a v Nižném Žabíem Bielovodském plese (Kneslová et al. 1997). Vranovský et al. (1994) determinoval druh *Daphnia longispina-rosea* ve všech čtyřech Roháčských plesech (Prvé, Druhé, Třetí, Štvrté), v Nižném Jamnickém plese, Vyšném a Malém Račkově plese. Perloočku *Daphnia longispina* jsem ve vzorcích 90 ples z roku 2004 determinovala v 16 z nich, přičemž ve 12 z nich se tento druh perloočky vyskytoval i v letech 1978-1996. Největší počet jedinců tohoto druhu jsem našla ve Vyšném Furkotském plese (347).

*Eucyclops serrulatus* se hojně vyskytuje ve studiích Minkiewicze (1914, 1917), a sice jako *Cyclops serrulatus*. Tento druh buchanky byl nalezen v litorálu Popradského plesa (Ertl & Vranovský 1964) a Hrbáček et al. (1974) zmiňuje druh *Eucyclops serrulatus* v jezerech horského pásma, pásma kosodřevin a výjimečně i v alpínském pásmu. Stuchlík et al. (1985) popisuje výskyt buchanky *Eucyclops serrulatus* v příbřežní zóně a u dna tatranských jezer. Ze 14 zkoumaných jezer byl tento druh nalezen Vranovským et al. (1994) v 10 z nich. V letech 1978-1996 se ze 102 zkoumaných jezer vyskytoval *Eucyclops serrulatus* v 61 z nich. V roce 2004 se vyskytoval pouze ve 14 jezerech z 90, přičemž s jezery z let 1978-1996 se shodoval jeho výskyt pouze ve třech (Prvé a Štvrté Roháčské pleso, Zmrzlé pleso). Nejpočetněji byl tento druh zastoupen v roce 2004 v Českém plese (35 jedinců).

Druh vírníka *Euchlanis dilatata* poprvé uvádí Minkiewicz (1914) ve své studii 82 tatranských jezer, z nichž byl tento druh determinován ve 36 z nich jako *Euchlanis dilatata-macrura*. Woźnicka (1964) popisuje nález tohoto vírníka v letech 1962-1964 pouze v jednom (Zadni Staw Polski) z pěti zkoumaných jezer. Výskyt druhu *Euchlanis dilatata* v malém množství uvádí i Ertl & Vranovský (1964) v Popradském plese a Stuchlík et al. (1985) zmiňuje tento druh vírníka v tatranských plesech u břehů a nade

dnem. V roce 1994 byl *Euchlanis dilatata* ze 14 zkoumaných jezer nalezen ve 4 (Malé Račkově pleso, Nižné Bystré pleso, Prvé Roháčske pleso, Vyšné Bystré „menšie“ pleso). Žádné další práce výskyt druhu *Euchlanis dilatata* neuvádějí. Ve vzorcích z roku 2004 se tento druh vyskytoval ve 31 z 90 studovaných ples. Nejhojněji byl zastoupen v plese Wielki Staw Polski (73 jedinců).

Nález čockovce *Chydorus sphaericus* zmiňuje ve svém díle Lityński (1913). Minkiewicz (1914) popsal nález tohoto druhu v 77 z 82 studovaných ples a v roce 1917 v 76 z 82 zkoumaných jezer. V roce 1950 (R data set) jej Sacherová et al. (2006) uvádí ve 37 jezerech ze 46 zkoumaných. Výskyt tohoto čockovce zaznamenal i Ertl & Vranovský (1964) v Popradském plese a Ertl et al. (1965) v Malém a Velkém Hincově plesu. Woźnicka (1964) druh *Chydorus sphaericus* uvádí ve všech pěti zkoumaných jezerech (Czarny-, Mały-, Przedni-, Wielki-a Zadni Staw Polski). Podle Hrbáčka et al. (1974) patří tento čockovec k druhům vyskytujícím se i v jezerech více průtočných, ležících ve vyšších polohách. Jako druh, který obývá téměř všechny typy jezer v Tatrách, jej popsal Stuchlík et al. (1985). Nález tohoto druhu v letech 1990-1991 zmiňuje Kneslová et al. (1997) ve Starolesnianském plese. Vranovský et al. (1994) popsal tento druh perloočky ve 13 ze 14 zkoumaných tatranských ples. Výskyt druhu *Chydorus sphaericus* v 94 jezerech Tater ze 102 zkoumaných v letech 1978-1996 uvádí Hořícká et al. (2006). Z 90 zkoumaných ples v roce 2004 byl tento druh nalezen v 86, přičemž s jezery zkoumanými v letech 1978-1996 se shodoval v 71 jezerech. Nejvyšší počet jedinců byl zjištěn v Dolném (Nižném) plese nad Račkovými plesy (18 692 jedinců).

O druhu *Keratella hiemalis* se ve studii 82 tatranských ples z roku 1914 Minkiewicz vůbec nezmiňuje. Ačkoli byla v tomto období determinována jako *Anurnea* (Ertl & Vranovský 1964), Minkiewicz popisuje pouze nález druhů *Anurnea aculeata*, *Anurnea aculeata-valgo*, *Anurnea aculeata-curvicornis* a *Anurnea cochlearis*. Velmi hojně se dle Ertla & Vranovského (1964) vyskytovala v Popradském plese, ve Velkém Hincově plese tvořila *Keratella hiemalis* druhý nejpočetnější druh (Ertl et al. 1965) a i dle Hrbáčka et al. (1974) patřil tento druh vířníka k nejčastěji se objevujícím druhům v tatranských plesech. O malých počtech druhu *Keratella hiemalis* v tatranských plesech se zmiňuje i Stuchlík et al. (1985). V letech 1990-1991 byla *Keratella hiemalis* nalezena z osmi studovaných ples v šesti z nich, přičemž ve vyšších počtech byla zaznamenána v Nižném Temnosmrečinském plese a Nižném Žabím Bielowodském plese (Kneslová et al. 1997). Vranovský et al. (1994) našel tento druh ve třech plesech

(Prvé a Štvrté Roháčske pleso, Vyšné Bystré „velké“ pleso) ze 14 studovaných. Druh vírníka *Keratella hiemalis* jsem determinovala ve 23 z 90 zkoumaných ples v roce 2004. V nejhojnějším počtu jsem ji našla ve vzorku Nižného Kozieho plesa (4 454 jedinců).

Druh *Notholca labis* byl v Popradském plese poprvé nalezen Ertlem & Vranovským (1964). Zmiňuje se o něm také Ertl et al. (1965) ve své studii o Malém a Velkém Hincově plese, ve kterých se vyskytuje *Notholca labis* v menších počtech. Hrbáček et al. (1974) řadí tento druh vírníka k častěji se vyskytujícím druhům v tatranských plesech. Vranovský et al. (1994) objevil druh *Notholca labis* ve čtyřech (Malé Račkové pleso, Štvrté Roháčske pleso, Tretie Roháčske pleso, Ťatliakovo pliesko,) ze 14 zkoumaných ples. V dalších studiích není tento druh uveden. Já jsem druh *Notholca labis* našla v 10 z 90 studovaných tatranských ples v roce 2004, v nejvyšším počtu (4 jedinci) se vyskytovala v Sataniem plesu. V Malém a Velkém Hincově plese, v Popradském plese ani ve čtyřech plesech ze studie Vranovského et al. (1994) se v roce 2004 nenacházela.

O druhu *Polyarthra dolichoptera* nejsou ve studii zooplanktonu 82 tatranských ples v roce 1917 Minkiewiczem žádné zmínky. Početným druhem byla *Polyarthra dolichoptera* v Popradském plese (Ertl & Vranovský 1964), stejně tak byla dominujícím druhem vírníka v Malém a Velkém Hincově plese (Ertl et al. 1965) a i Hrbáček et al. (1974) zmiňuje vírníka *Polyarthra dolichoptera* jako jednoho z nejčastěji se vyskytujících druhů vírníků v jezerech Tater. I Woźnicka (1964) udává nález druhu *Polyarthra dolichoptera* ve všech pěti zkoumaných jezerech v letech 1962-1964 (Czarny-, Mały-, Przedni-, Wielki- a Zadni Staw Polski). Osídlení tatranských jezer druhem *Polyarthra dolichoptera* uvádí i Stuchlík et al. (1985). Kneslová et al. (1997) popisuje výskyt tohoto vírníka v šesti z osmi zkoumaných tatranských ples v letech 1990-1991, přičemž nejpočetněji byla *Polyarthra dolichoptera* zastoupena v L'adovém plese a ve vyšších počtech byla také v Nižném Temnosmrečinském plese a Nižném Žabím Bielovodském plese. Ve vzorcích 90 jezer z roku 2004 se nacházela *Polyarthra dolichoptera* ve 35 z nich. Nejvíce jedinců tohoto druhu jsem našla ve vzorku Vel'kého Spišského plesa (2 306) a Vyšného Temnosmrečinského plesa (2 082 jedinců). V Popradském plese ani v žádném plese z let 1990-1991 se v roce 2004 *Polyarthra dolichoptera* nevyskytovala.

Shrnutí výše uvedených kvantifikovatelných poznatků o výskytu vybraných druhů zooplanktonu je v Tab. 15. Jedná se o data viz Minkiewicz (1914, 1917), Hořická et al. (2006) a Sacherová et al. (2006). Chybějící procenta u konkrétních druhů neznamenají jejich absenci v jezerech, jedná se pouze o chybějící data (výzkum byl zaměřen pouze na jinou taxonomickou skupinu).

**Tab. 15 Osídlení tatranských ples nejčastěji se vyskytujícími druhy zooplanktonu v letech 1800-2004**

Druh/Rok	1800	1914	1917	1950	1980	1994	1978-1996	2000	2004
Jezero	37	82	82	37	29	45	102	46	90
<i>Acanthocyclops vernalis</i>		84 %	85 %				42 %		24 %
<i>Acroperus harpae</i>	49 %	43 %	46 %	43 %	3 %	33 %		39 %	41 %
<i>Alona affinis</i>	59 %	30 %	37 %	57 %	3 %	29 %		26 %	40 %
<i>Arctodiaptomus alpinus</i>		20 %	20 %				12 %		14 %
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	3 %	6 %	4 %	0 %	0 %	0 %		2 %	14 %
<i>Cyclops abyssorum taticus</i>		49 %	49 %				34 %		32 %
<i>Daphnia longispina</i>		10 %	7 %				22 %		18 %
<i>Eucyclops serrulatus</i>		94 %	94 %				60 %		16 %
<i>Euchlanis dilatata</i>		44 %							34 %
<i>Chydorus sphaericus</i>	97 %	93 %	93 %	100 %	62 %	87 %	92 %	93 %	96 %
<i>Keratella hiemalis</i>									26 %
<i>Notholca labis</i>									11 %
<i>Polyarthra dolichoptera</i>									39 %

## 6. DISKUZE

Na základě výsledků analýz bylo všech 90 studovaných tatranských ples rozděleno do čtyř shluků A, B, C, D. Každý shluk jezer je charakteristický určitými faktory a druhy zooplanktonu, která mají tato jezera společná. Dá se předpokládat, že jednotlivé druhy zooplanktonu se v příslušných shlucích jezer vyskytují na základě shody environmentálních a prostorových parametrů jezer s jejich ekologickými nároky. Níže jsou u shluků uvedeny pouze ty druhy zooplanktonu, které se v daném shluku jezer vyskytují nejčastěji a v ostatních shlucích je nenalezneme.

Ve **shluku A** nalezneme, dle klasické regresní analýzy i multinomického regresního stromu, jezera nacházející se v západní oblasti Tater, v nižších nadmořských výškách. Jezerní voda je charakteristická nízkými koncentracemi  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ , vysokými koncentracemi  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a vysokými hodnotami pH, KNK. V těchto jezerech je častější výskyt taxonomické skupiny fytoplanktonu *Xanthophyta*. Tato jezera jsou charakteristická vysokou druhovou bohatostí. K druhům, které se vyskytovaly v jezerech tohoto shluku nejvíce, často patří *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Cyclops abyssorum tatricus* a *Daphnia longispina*. Podle kanonické korespondenční analýzy se *Acroperus harpae* vyskytuje v hlubokých jezerech s nízkými koncentracemi  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ , *Alona affinis* v jezerech ležících ve východní oblasti Tater, *Cyclops abyssorum tatricus* v jezerech ve vysokých nadmořských výškách bez lesního charakteru povodí, s nízkou biomasou fytoplanktonu a malým výskytem taxonu *Xanthophyta* a *Daphnia longispina* v západně orientovaných tatranských plesech s výskytem skupiny *Dinophyta* a *Chrysophyta* *Chrysophyceae*. Dle negativně binomické regresní analýzy roste abundance jedinců druhu *Acroperus harpae* s vyššími koncentracemi  $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al a  $\text{Na}^+$  v jezerní vodě a s vyšší biomasou fytoplanktonu. Jeho abundance se naopak snižuje s rostoucí nadmořskou výškou a lesním charakterem povodí. Vyšší počty jedinců druhu *Alona affinis* rostou, stejně jako u druhu *Acroperus harpae*, s vyššími koncentracemi  $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al a  $\text{Na}^+$  a snižují se s lesním charakterem povodí a vyššími koncentracemi  $\text{SO}_4^{2-}$ . Výskyt druhu *Cyclops abyssorum tatricus* stoupá s počtem druhů fytoplanktonu v jezeře a klesá lesním charakterem povodí. U perloočky *Daphnia longispina* se abundance druhu v jezeře snižuje s rostoucí koncentrací  $\text{Na}^+$  v jezerní vodě a s jeho polohou ve východní oblasti Tater.

Mezi výsledky jednotlivých analýz je vidět několik rozdílů. U čočkovce *Alona affinis* se jedná o malý rozdíl vzhledem k slabému vztahu z kanonické korespondenční

analýzy. U druhu *Cyclops abyssorum tatricus* vypadá vztah výrazně více rozporně, přičemž je obecně vidět, že kanonická korespondenční analýza vykazuje pozitivní vztah mezi nadmořskou výškou a shlukem A, což je v rozporu s regresními analýzami i popisnou statistikou (Obr. 18). Může se tedy jednat o náhodnou chybu a spíše je vhodné se přiklonit k výsledkům ostatních analýz. Obdobně lze vnímat i rozpor ve vztahu k velikosti biomasy taxonomické skupiny *Xanthophyta*. Je také možné, že vzhledem k relativně častému výskytu tohoto druhu ve shluku B, jsou výsledky pro tento druh korektní a vymyká se charakteristikám shluku A, přestože se v něm vyskytuje častěji.

Jezera ve shluku A patří v této studii k jezerům hlubokým s typem chemismu spíše zásaditým než kyselým, ležících v nadmořských výškách 1600-1740 m. n. m. *Xanthophyta* (druh *Isthmochloron trispinatum*) byla analyzována jako faktor rozdělení jezer do shluků pravděpodobně z důvodu častého výskytu v tatranských plesech, ačkoli jejich biomasa byla nízká (Červenková 2010). Výskyt druhů *Alona affinis* a *Acroperus harpae* v tomto shluku je o to více zajímavý, že se jedná o druhy, které podobně jako *Chydorus sphaericus* tolerují široké rozpětí hodnot pH jezerní vody (Flössner 2000 a Fryer 1968 viz Sacherová et al. 2006) a velmi často se s druhem *Chydorus sphaericus* vyskytují v pelagiálu (Sacherová et al. 2006). Ačkoli *Acroperus harpae* se běžně vyskytuje v litorálech zarostlých makrofyt, v tatranských plesech se vyskytuje bez ohledu na vegetaci i ve volné vodě (Sacherová et al. 2006). Tyto druhy čočkovců patří k druhům zooplanktonu, které se vyskytují i v nížinách, ale velmi dobře se dokázaly adaptovat na horské podmínky (Sacherová et al. 2006). Výskyt druhu *Cyclops ab. tatricus* v hlubokých jezerech Tater popisuje již Stuchlík et al. (1985). Dle Skály (2015) tento druh nahrazuje, s přibývajícím hloubkou a rostoucí hodnotou pH v jezeře, druh *Acanthocyclops vernalis*. *Cyclops ab. tatricus* se také často vyskytuje v jezerech zarybněných (Hořícká et al. 2006, Galas & Tończyk 2020). Recentní i historická data ukazují, že je *Cyclops ab. tatricus* typickým obyvatelem Popradského plesa a Morského Oka, které se nacházejí v pásmu lesa (Hořícká et al. 2006). Jeho výskyt v těchto plesech je přisuzován chemismu, který je podobný chemismu alpínských jezer (Kopáček et al. 2005). Nízké koncentrace TP, DOC a TON a vyšší koncentrace  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{NO}_3^-$  jsou pro vysokohorská jezera Tater typická (Stuchlík et al. 2006). *Daphnia longispina* je druhem, který osídluje tatranská plesa v podhorském pásmu (900-1800 m. n. m.) (Galas & Tończyk 2020).

U jezer **shluku B** se klasická regresní analýza i multinomický regresní strom shodují ve výskytu těchto jezer ve vysokých nadmořských výškách. Dle klasické regresní analýzy se jedná o plesa s lučním charakterem povodí, nízkým výskytem *Xanthophyt*, nízkou biomasou fytoplanktonu a nízkou druhovou bohatostí. Multinomický regresní strom řadí jezera tohoto shluku k jezerům hlubokým, s vysokými koncentracemi  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a vysokými hodnotami pH, KNK v jezerní vodě. Nejčastěji se v jezerech shluku B vyskytoval *Arctodiaptomus alpinus*. Kanonická korespondenční analýza řadí druh *Arctodiaptomus alpinus* k druhům, které obývají jezera ležící ve vysokých nadmořských výškách. Nejhojněji se tento druh, podle negativně binomické regresní analýzy, nachází v jezerech ležících ve vysokých polohách východní části Tater s lučním charakterem povodí.

Jezera ve shluku B jsou skupinou jezer, které se nacházejí v nejvyšších nadmořských výškách, což odpovídá i jejich oblasti výskytu v jihovýchodní části Vysokých Tater. Tato jezera nepatří ke kyselým jezerům, a jelikož se jedná o jezera ležící v alpské zóně, je typickým obyvatelem těchto jezer *Arctodiaptomus alpinus* (Hořícká et al. 2006). Stuchlík et al. (1985) o něm hovoří jako o druhu vyskytujícím se ve větších jezerech nad hranicí lesa.

Vysoké koncentrace  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$  spolu s nízkými koncentracemi  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a nízkými hodnotami pH a KNK charakterizují, podle klasické regresní analýzy, jezera ve **shluku C**. Tato jezera nejsou osídlena rybami. Multinomický regresní strom řadí do shluku C jezera s nízkými koncentracemi  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a nízkými hodnotami pH a KNK, ale současně i s nízkými koncentracemi  $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al. Environmentální faktory tohoto shluku jsou spojeny s nejnižší druhovou bohatostí. Žádný druh zooplanktonu se zde nevyskytoval častěji než ve shlucích A, B a D.

Klasická regresní analýza charakterizovala **shluk D** jako jezera s vysokou biomasou fytoplanktonu nacházející se na východě Tater, jejichž charakter povodí není čistě luční. Multinomický regresní strom nedokázal tento shluk dobře klasifikovat. Do tohoto shluku nicméně podle stromu spadají všechna jezera s nízkými hodnotami pH, KNK, nízkými koncentracemi  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a vysokými koncentracemi  $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al, ale součástí tohoto shluku jsou i jezera s odlišnými charakteristikami. Ze všech čtyř shluků jsou ve shluku D jezera s nejvyšší druhovou bohatostí. Mezi druhy, které se v těchto jezerech, oproti ostatním shlukům, vyskytovaly nejčastěji, patří *Acanthocyclops vernalis*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella*



*hiemalis* a *Polyarthra dolichoptera*. *Acanthocyclops vernalis* je podle kanonické korespondenční analýzy druhem obývajícím mělká jezera s vysokými koncentracemi fosforu a  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$  v jezerní vodě. Pro druh *Ceriodaphnia quadrangula* tato analýza nenalezla žádné faktory. *Euchlanis dilatata* stejně jako *Polyarthra dolichoptera* obývají přednostně plesa ve vysokých nadmořských výškách. *Keratella hiemalis* byla touto analýzou přiřazena k hlubokým jezerům s nízkými koncentracemi  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$ . Negativně binomická regresní analýza nedefinovala u druhů *Acanthocyclops vernalis*, *Euchlanis dilatata* a *Keratella hiemalis* žádný faktor, který by ovlivňoval abundanci těchto druhů v jezerech shluku D. Počet jedinců druhu *Ceriodaphnia quadrangula* se zvyšuje s rostoucí koncentrací  $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al a snižuje s rostoucím počtem druhů fytoplanktonu v jezeře. Se skalnatým charakterem povodí klesá hojnost druhu *Polyarthra dolichoptera*.

*Acanthocyclops vernalis* obývá, podle provedených analýz, jezera s opačnými koncentracemi  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$  než *Keratella hiemalis*, přestože se nachází ve stejném shluku. Toto je pravděpodobně dáno vysokou variabilitou charakteristik tohoto shluku.

Shluk jezer C a D patří k těm kyselejším, přičemž jezera ve shluku D měla široké rozpětí hodnot jak nadmořské výšky, tak i biomasy fytoplanktonu a pH. V souvislosti s velkou variabilitou těchto faktorů se dala předpokládat i nejvyšší druhová diverzita zooplanktonu v těchto jezerech. *Acanthocyclops vernalis* je druhem eurytermickým, známým i z nížiných vod (Galas & Tończyk 2020). Dle Skály (2015) je *Acanthocyclops vernalis* s rostoucí hloubkou a pH jezer nahrazován druhem *Cyclops abyssorum*. *Polyarthra dolichoptera* je stenotermní druh, vyskytující se ve vysokohorských chladných jezerech a *Ceriodaphnia quadrangula* je druhem, který je charakteristický pro jezera kyselá a jezera s vysokými koncentracemi DOC. S poklesem množství půd a vegetace v povodí jezer klesá TP, DOC a TON v jezerech – nejnížší jsou tedy v alpínských jezerech se skalnatým povodím. Nejvyšší koncentrace TP, DOC a TON jsou v lesních povodích. Naopak koncentrace  $\text{NO}_3^-$  jsou nejvyšší v jezerech se skalnatým povodím a nejnížší v lesních povodích, protože veškerý  $\text{NO}_3^-$  je pohlcen rostlinami a půdními mikroby (Stuchlík et al. 2006). *Polyarthra dolichoptera* a *Keratella hiemalis*, jakožto větší druhy vírníků než *Polyarthra remata* a *Keratella cochlearis*, se spokojí s nižšími hodnotami DTOC (rozpuštěný celkový org.uhlík) (Skála 2015).

*Chydorus sphaericus* se z 90 zkoumaných ples z roku 2004 v této studii vyskytoval v 87 z nich. Byl tedy přítomen v jezerech všech čtyřech shluků. V nejvyšším počtu se vyskytoval ve vzorku Dolného (Nižného) plesa nad Račkovými plesy (18 692 jedinců). *Chydorus sphaericus* je druh obývající jak pelagickou, tak litorální zónu jezer, je tolerantní k velké variabilitě hodnot pH (3,4-9,2) v jezerní vodě (Lowndes 1952 viz Sacharová et al. 2006) a stejně tak se vyskytuje v širokém rozpětí hodnot nadmořské výšky (900 - 2100 m. n. m.) (Galas & Tończyk 2020). Navíc, dle Hrbáčka et al. (1974), je tento druh více odolný vůči vyplavení z jezera především díky své velikosti a osídlení litorálu, z kterého může opětovně osídlivat pelagiál z důvodu výskytu řas (Fryer 1968) nebo vlivem promíchávání obou zón vlivem větru (Threlkeld 1981 viz Sacharová et al. 2006).

K nejhojněji se vyskytujícím druhům zooplanktonu patřili ve zkoumaných tatranských plesech vířníci. Vířníci (*Rotifera*) jsou nejméně citlivou taxonomickou skupinou zooplanktonu (Stuchlík et al., 1985) a patří k tzv. pionýrským druhům zooplanktonu, které jako první rekolonizovaly jezera v období zotavování po acidifikaci (Stuchlík et al. 2017). Většina druhů zooplanktonu je známá svým partenogenetickým rozmnožováním, které umožňuje rychle zvýšit hustotu jejich populace. O důležitosti kolonizace prázdných stanovišť, a tedy toku genů za pomoci větru, zvířat, tekoucí vody a člověka, pojednává studie Havel & Shurin (2004). De Meester et al. (2002) přišel s hypotézou monopolizace, která tvrdí, že druh, který v nově osídleném stanovišti rychle zvýší hustotu své populace, se lépe adaptuje na dané podmínky prostředí, bude efektivněji využívat dostupné zdroje a lépe odolá nově příchozím konkurenčním druhům. Tuto hypotézu potvrzuje i experiment dle Shurin (2000), který k původním druhům zooplanktonu v rybnících Michiganu přidal druhy exotické (invazivní) při zachování podmínek prostředí. Počet invazivních druhů v rybnících se po několika měsících snížil o 90 %. Přičemž při snížení hustoty populací původních druhů v rybníce filtrací byly invazivní druhy v osídlení těchto stanovišť mnohem úspěšnější. Druhová diverzita a bohatost společenstev zooplanktonu jim poskytuje odolnost vůči invazi.

Většina druhů zooplanktonu, které se nejčastěji vyskytovaly v tatranských plesech zkoumaných v této studii (viz podkapitola 5.3), bylo v historii popsáno jako druhy, které se v Tatrách vždy vyskytovaly, a přestože byly v období acidifikace mnohé z nich nahrazeny druhy acidotolerantními, jejich návrat potvrzuje probíhající biologické zotavení jezer. Nicméně při pohledu na Tab. 15 (viz podkapitola 5.3) je patrné, že se v roce 2004 nevyskytovaly tyto druhy zooplanktonu v takovém počtu jezer, jako

v období před acidifikací. Jako vysvětlení přichází v úvahu zvyšování koncentrace fosforu ve vodě horských jezer v důsledku lidské činnosti (atmosférické depozice) (Kopáček et al. 2015a), klimatických změn (zvětrávání granodioritu bohatého na  $\text{Ca}_2^+$  a P) a zotavování půd v povodích jezer z acidifikace (uvolňování DOC a P) (Kopáček et al. 2019). V souvislosti s procesy zvětrávání granodioritu dochází i k nárůstu  $\text{Ca}_2^+$  a  $\text{HCO}_3^-$  v jezerní vodě (Kopáček et al. 2019).

Faktory ovlivňující **druhovou bohatost** zooplanktonu v jezerech Tater byly analyzovány za pomoci Poissonovy krokové regrese a regresního stromu. Tyto dvě analýzy se ve výsledcích mírně odlišovaly. Počet druhů v tatranských jezerech dle Poissonovy krokové regrese klesá s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou (plesa na severu Tater mají menší druhovou bohatost), skalnatým charakterem povodí a vysokými koncentracemi  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$  v jezerní vodě. Druhová bohatost zooplanktonu se podle této analýzy zvyšuje s rostoucím počtem druhů fytoplanktonu v jezerech. Regresní strom definoval, stejně jako Poissonova kroková analýza, negativní vztah mezi druhovou bohatostí a nadmořskou výškou. Dále pro jezera v nižší nadmořské výšce roste počet druhů zooplanktonu s vyšším výskytem skupin fytoplanktonu *Cryptophyta*, *Chlorophyta\_Chlorophyceae*, *Chlorophyta\_Trebouxioephyceae*, *Chrysophyta\_Synurophyceae* a *Streptophyta\_Zygnematophyceae* a s vyšší zeměpisnou délkou jezer (jezera na východě Tater jsou druhově bohatší). Pro jezera ve vyšší nadmořské výšce roste počet druhů s rostoucími koncentracemi  $\text{NH}_4^+$ .

Skrytěnky rodu *Cryptomonas* (*Cryptophyta*) jsou vhodnou potravou perlooček především kvůli přiměřené velikosti buněk a obsahu dostatečného množství uhlíku a polynenasycených kyselin oproti jiným druhům řas (Burns 1968, Ahlgren et al. 1990, Masclaux et al. 2009; Reynolds 2006 viz Červenková 2010).

Nižší druhová bohatost charakteristická pro jezera, která se nacházející v severní části Tater je pravděpodobně ovlivněna jejich severní expozicí v důsledku čehož mohou být jezera vystavena slunečnímu záření po kratší dobu než jezera s jižní expozicí. Vliv zeměpisné délky na druhovou bohatost jezer je komplikovanější než vyplývá z výše uvedených modelů. Doplnující statistické výpočty ukazují, že druhová bohatost je nejvyšší v centrální části Tater, což dokládá Tab. 16. Z této tabulky vyplývá, že průměrná druhová bohatost u jezer ve vysokých nadmořských výškách (> 1733 m. n. m.) je podobná napříč různými zeměpisnými délkami, přičemž nejnížší je u ples ve

východní části Tater. Oproti tomu u jezer v nižších nadmořských výškách (< 1733 m. n. m.) je průměrná druhová bohatost výrazně nižší v západní části Tater, což se shoduje s multinomickým regresním stromem. Zvláštností je, že shluk A, který byl charakteristický vyšší druhovou bohatostí, se nacházel oproti ostatním shlukům, západněji. V Tab. 17 lze v rámci shluku A vidět, že jezera tohoto shluku umístěna západněji jsou druhově méně bohatá. U ostatních shluků je tomu přesně naopak. Což potvrzuje nejvyšší druhovou bohatost jezer ležících v centrální části Tater a nejnižší u jezer, která se nacházejí v západní části Tater. V rámci modelů zůstává významný vliv zeměpisné délky na druhovou bohatost jezer navzdory tomu, že v modelech byly zahrnuty vlivy všech dostupných faktorů jezer. Vztah mezi druhovou bohatostí a zeměpisnou délkou je pravděpodobně zapříčiněn jinými faktory, které neznám.

**Tab. 16 Průměrná druhová bohatost jezer podle nadmořské výšky a zeměpisné délky**

Nadmořská výška < 1733					
Zeměpisná délka	< 20.00	<20.00; 20.04)	<20.04; 20.16)	20.15+	Celkem
Jezera	11	12	10	10	43
Průměrná bohatost	5,73	8	8	7,5	7,3
Nadmořská výška => 1733					
Zeměpisná délka	< 20.025	<20.02; 20.08)	<20.08; 20.16)	20.16+	Celkem
Jezera	11	12	12	12	47
Průměrná bohatost	4,45	4,5	4,58	4,08	4,4

**Tab. 17 Průměrná druhová bohatost jezer ve shlucích podle zeměpisné délky**

<b>A</b>	<b>Západní</b>	<b>Východní</b>
Jezera	13	13
Bohatost	5,62	6,77
<b>B</b>	<b>Západní</b>	<b>Východní</b>
Jezera	7	7
Bohatost	4,85	3,71
<b>C</b>	<b>Západní</b>	<b>Východní</b>
Jezera	14	15
Bohatost	4,21	3,8
<b>D</b>	<b>Západní</b>	<b>Východní</b>
Jezera	11	10
Bohatost	9,82	7,6

Faktory ovlivňující **druhovou diverzitu** zooplanktonu tatranských jezer byly identifikovány třemi analýzami. Z analýzy rozptylu kanonické korespondenční analýzy vyplývá, že největší vliv na druhové složení zooplanktonu má morfometrie jezer (zejména nadmořská výška), dále fytoplankton, chemismus jezer a jako poslední faktor s nejmenším vlivem je uvedena poloha jezer. U Mantelových testů na prvním místě vyšla opět morfometrie jezer, následována polohou ples, chemismem a fytoplanktonem. U simultánního regresního modelu byly významnými proměnnými ve vztahu k druhové skladbě faktory jezer ze všech čtyř skupin. Srovnání významnosti skupin faktorů není objektivně možné.

Vyjádření polohy jezer za pomoci GPS souřadnic není asi vhodnou formou pro kanonickou korespondenční analýzu, a proto je vliv polohy jezer na druhovou diverzitu v této analýze menší než v analýzách ostatních. Vliv polohy jezer v rámci kanonické korespondenční analýzy tak mohou nahradit jiné charakteristiky jezer, což může být hlavní příčinou rozdílů mezi jednotlivými analýzami.

V rozdělení jezer do shluků v této studii hrály hlavní roli (měly zásadní vliv) environmentální faktory a zeměpisná délka (V/Z). Plocha, na které se nacházela všechna studovaná plesa, byla obrovská (Západní a Vysoké Tatry), podobně jako u jezer v Québecu dle Pinel-Alloul et al. (1995), což může být jednou z příčin nevelkého vlivu polohy jezer na druhovou diverzitu zooplanktonu oproti studii Cottenie et al. (2003). Jeho studie rybníků se zabývala tím, zda je podobnost druhové diverzity společenstev zooplanktonu ovlivněna propojením rybníků nebo podobnými podmínkami prostředí. Z analýzy rozptylu vyšla u Cottenie et al. (2003) velmi slabá korelace mezi prostorovými a environmentálními proměnnými, kdežto u Pinel-Alloul et al. (1995) byla korelace mnohem silnější. Z toho plyne, že rybníky blízko u sebe a jejich diverzita zooplanktonu byla mnohem více ovlivněna prostorovými faktory (propojením), kdežto společenstva zooplanktonu jezer v Québecu byla více ovlivněna podmínkami prostředí, ve kterých si byla ta nejbližší jezera podobná. Jezera studovaná Pinel-Alloul et al. (1995) se vyskytovala na velké ploše (podobně jako tatranská plesa), kde se mnohem více projevoval vliv zeměpisné délky (od východu na západ) na podmínky prostředí (odlišné geologické podloží a s tím související i chemismus jezer, klimatické podmínky apod.). Stejně tak Sinclair et al. (2020) uvádí ve své studii úzkou souvislost prostorové vzdálenosti jezer s hloubkou jezer a obsahem kyslíku v nich, přičemž hloubka jezer klesala od západu k východu a kyslík byl ve vyšších koncentracích naměřen v hlubších jezerech na západě než v mělkých jezerech na východě. Hovoří také o geomorfologické

heterogenitě, která je podle něj klíčovým faktorem z environmentálních i prostorových vlivů působících na druhové složení společenstev ve vodních i terestrických ekosystémech. V této studii jsem zkoumala 90 jezer ležících na území Tater, které mají rozlohu 785 km<sup>2</sup>. Západní a Vysoké Tatry se odlišují svým geologickým podložím a klimatické poměry se mění s každými 100 metry nadmořské výšky. Jezera, která měla podobnou druhovou diverzitu, se vyznačovala i podobnými environmentálními proměnnými (především morfometrií a chemismem jezer) a byla zařazena do stejného shluku. Z analýzy rozptylu i Mantelových testů vyšla s nejsilnějším vlivem na druhové složení obecně morfometrie tatranských ples, a to především nadmořská výška, zeměpisná délka a hloubka jezer. Jezera dvou shluků ze čtyř se vyskytovala jak v Západních, tak i ve Vysokých Tatrách a stejně jako u Pinel-Alloul et al. (1995) a Sinclair et al. (2020) se environmentální charakteristiky jezer měnily s měnící se zeměpisnou délkou (geologické podloží, chemismus...). Nedá se tedy říct, že by se jezera s podobným druhovým složením nacházela vždy v jedné dolině, ale můžeme podobně jako ve studii Pinel-Allouela et al. (1995) mluvit o zásadním vlivu podmínek prostředí jednotlivých jezer na jejich druhové složení zooplanktonu napříč Západními a Vysokými Tatrami. Juračka et al. (2015) popsal ve své studii zooplanktonu kokořínských tůní větší vliv vzdálenosti tůní, měřené skrz údolí, na druhovou diverzitu než vliv vzdálenosti měřené přímo přes hřebeny jakožto nejkratší spojnice mezi tůněmi Kokořínska. V budoucnu by bylo vhodné oddělit výzkum jezer Západních Tater od výzkumu Tater Vysokých, které se od sebe liší již svou geomorfologií. Možné rozšíření této studie v budoucnosti by zahrnovalo i jiné pojetí vzdálenosti mezi jezery (přes hřebeny).

Jedním z hlavních přínosů této práce je provedená kompletní determinace všech druhů tří hlavních taxonomických skupin zooplanktonu jezer (*Copepoda*, *Cladocera*, *Rotifera*) včetně jejich druhové abundance (počet jedinců daného druhu ve vzorku) v 90 vzorcích tatranských ples. Takto kompletně zpracovaná data z tatranských ples dosud nikdo neanalyzoval. Druhým přínosem je zhodnocení výskytu hlavních druhů zooplanktonu ples v čase, komplexní analýza všech dostupných chemických, morfometrických, biologických a prostorových parametrů devadesáti tatranských jezer a analýza vztahů mezi těmito parametry a druhovou bohatostí i druhovou diverzitou zooplanktonu.

## 7. ZÁVĚR

Výsledky mé vědecké práce týkající se výzkumu vlivu environmentálních a prostorových faktorů na druhovou diverzitu zooplanktonu ples ležících v Západních a Vysokých Tatrách lze, v návaznosti na cíle uvedené v úvodu práce, shrnout do následujících bodů:

- Ze všech environmentálních parametrů byla dle kanonické korespondenční analýzy definována morfometrie jezer jako faktor s největším vlivem na druhovou skladbu zooplanktonu. Mantelovy testy ukázaly nejvýznamnější vztah také mezi morfometrií tatranských ples a druhovým složením. Podle negativně binomických regresních modelů a simulačních testů je druhová abundance zooplanktonu nejsilněji ovlivněna prvním faktorem chemismu ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al) a lesním povodím. Druhová bohatost v jezerech Tater podle Poissonovy krokové regrese klesá s rostoucí nadmořskou výškou, se skalnatým charakterem povodí a vysokými koncentracemi  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$ . Počet druhů v jezerech se zvyšuje s rostoucím počtem druhů řas. Regresní strom, také, ukázal pokles druhové bohatosti s nadmořskou výškou a naopak více druhů zooplanktonu se vyskytuje v plesech s vyššími koncentracemi  $\text{NH}_4^+$  a výskytem těchto skupin fytoplanktonu - *Cryptophyta*, *Chlorophyta\_Chlorophyceae*, *Chlorophyta\_Trebouxioephyceae*, *Chrysophyta\_Synurophyceae* a *Streptophyta\_Zygnematophyceae*.
- Podle kanonické korespondenční analýzy je druhová diverzita zooplanktonu v tatranských plesech ovlivněna polohou jezer minimálně, avšak dle Mantelových testů se jeví vliv polohy jezer jako významnější faktor ovlivňující druhové složení. Negativně binomické regresní modely a simulační testy řadí zeměpisnou délku mezi nejsilnější faktory asociované s druhovou abundancí. Prostorová autokorelace se významně projevila u druhové bohatosti a dvou shluků jezer (A, D), ale po provedení regrese byl vliv prostoru vyjádřen zeměpisnou délkou a chyby těchto modelů již nevykazovaly prostorovou autokorelaci. Druhová bohatost zooplanktonu se dle Poissonovy krokové regrese snižovala s rostoucí zeměpisnou šířkou (jezera na severu měla menší počet druhů) ale rostla dle regresního stromu s vyšší zeměpisnou délkou (jezera na východě byla druhově bohatší).

- Největším podílem se na utváření druhové diverzity zooplanktonu v tatranských plesech podílely dle kanonické korespondenční analýzy environmentální faktory jezer (24 %) a pouhým jedním procentem měla na druhové složení vliv poloha jezer. Podle Mantelových testů je nejsilnější vztah mezi morfometrií jezer a druhovou diverzitou zooplanktonu, nicméně u polohy jezer byl pozorován silnější vztah k druhové diverzitě než u chemismu a fytoplanktonu jezer. U negativně binomických regresních modelů a simulačních testů byla druhová abundance zooplanktonu nejsilněji asociována s prvním faktorem chemismu jezer ( $\text{NO}_3^-$ , DOC, TON, Al), lesním povodím a zeměpisnou délkou rovnocenně.
- V kontextu provedených analýz vyšlo třináct druhů zooplanktonu (*Acanthocyclops vernalis*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Arctodiaptomus alpinus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Daphnia longispina*, *Eucyclops serrulatus*, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus*, *Keratella hiemalis*, *Notholca labis*, *Polyarthra dolichoptera*), které se vyskytovaly alespoň v 10 z 90 studovaných tatranských ples. Tyto druhy, jsou podle historických záznamů typickými obyvateli tatranských ples. S výjimkou druhů *Keratella hiemalis* a *Polyarthra dolichoptera*, které byly až Hrbáčkem (1974) označeny za nejčastěji se vyskytující druhy vířníků tatranských jezer, osídlovalo zbylých 11 druhů zooplanktonu plesa v Tatrách již před více než sto lety (Minkiewicz 1914, 1917). Během období acidifikace tatranských ples se v jezerech silně acidifikovaných a acidifikovaných vyskytovaly pouze tři acidotolerantní druhy (*Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus* a *Chydorus sphaericus*). K prvním druhům, které se opět v zotavujících se jezerech opět objevily, patřili vířníci (*Rotifera*). Podle vzorků jezer z roku 2004, zkoumaných v této studii, se většina druhů do jezer navrátila, ačkoli počet ples, které jednotlivé druhy znovu osídlily je mnohem menší než v období před acidifikací. *Acanthocyclops vernalis* se v roce 1917 nacházel ve většině jezer (85 %), v období vrcholné acidifikace se počet jezer, které tento druh osídloval, snížil oproti roku 1917 na polovinu a v roce 2004 byl nalezen již jen ve čtvrtině tatranských ples. *Acroperus harpae* a *Alona affinis* téměř vymizeli v období okyselení jezer, ale v roce 2004 se již vyskytovaly ve srovnatelném množství jezer jako v letech 1914 a 1917. *Arctodiaptomus alpinus* osídloval v letech 1914 a 1917 20 % zkoumaných jezer, v období acidifikace 12 % a v roce 2004 14 %. *Ceriodaphnia quadrangula* osídlovala před sto lety jen nepatrnou část



tatranských ples (6 %) a ačkoli v roce 1980 z ples úplně vymizela, v roce 2004 se vyskytovala ve více jezerech (14 %) než v roce 1914. *Cyclops abyssorum taticus* se v průběhu let postupně z jezer vytrácel, v roce 1914 (49 %), v období vrcholné acidifikace (34 %) a v roce 2004 (32 %). *Daphnia longispina* naopak počty jezer, ve kterých se vyskytovala, v průběhu let zvýšila. V roce 1914 se nacházela pouze v 10 % tatranských ples, v období okyselení ve 22 % a v roce 2004 v 18 %. *Eucyclops serrulatus* z ples výrazně vymizel, v porovnání s rokem 1914 (94 %) se v roce 2004 nacházel pouze v 16 %, ačkoli v době acidifikace osídloval 60 % jezer. *Euchlanis dilatata* byl v roce 1914 nalezen ve 44 % jezer a v roce 2004 ve 34 %. *Chydorus sphaericus* je jediným druhem, který se již od roku 1800 vyskytuje ve více než 90 % tatranských ples. U druhů *Keratella hiemalis*, *Notholca labis* a *Polyarthra dolichoptera* bohužel nebyla dostupná historická data k porovnání jejich výskytu.

## 8. SEZNAM LITERATURY

- AHLGREN, G., LUNDSTEDT, L., BRETT, M. & FORSBERG, C. (1990): Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *J Plankt. Res.*, **12(4)**, 809–818.
- ALMER, B. W., DICKSON, W., EKSTRÖM, C., HÖRNSTRÖM, E. & MILLER, U. (1974): Effect of acidification on Swedish lakes. *Ambio*, **3**, 30–36.
- AMOROS, C. (1984): Introduction Pratique a la Systematique des Organismes des Faux Continentales Françaises – Crustacés, Cladocères. *Bulletin de la Societe Linneenne de Lyon* – 53année, n°3 et 4, 72–107.
- BAPTISTE, A. (2017): gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. R package version 2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>
- \*BAKER, J. P. & SCHOFIELD, C. L. (1982): Aluminum toxicity to fish in acidic waters. *Wat. Air Soil Pollut.*, **18**, 289–309.
- \*BARRETT, K. & OTHERS. (1995): European transboundary acidifying air pollution. EMEP/MSC-W Report 1/9.5, Norwegian Meteorological Institute, Oslo.
- \*BALDIGO, B. P. & MURDOCH, P. S. (1997): Effect of stream acidification and inorganic aluminum on mortality of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the Catskill Mountains, New York. *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.*, **54(3)**, 603–615.
- BENEŠOVÁ, J. (2009): Vliv environmentálních faktorů a dálkového transportu znečištění na rybí populaci žijící v extrémních podmínkách vysokohorských jezer. Diplomová práce. PřF UK. Praha. 70 pp.
- BENEŠ, F. (2010): Acidifikace povrchových vod – problém stále trvá. Bakalářská práce. PřF UK. Praha. 32 pp.
- BERNAARDS, C. A. & JENNRICH, R. I. (2005): Gradient Projection Algorithms and Software for Arbitrary Rotation Criteria in Factor Analysis, Educational and Psychological Measurement, **65**, 676–696. <http://www.stat.ucla.edu/research/gpa>
- BŁĘDZKI, LESZEK A. & RYBAK, J. I. (2016): Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe. *Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida)*. Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Springer, 918 pp. ISBN 978-3-319-29871-9 (eBook).
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. (1992): Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* [online]., **73(3)**, 1045–1055 [cit. 2021-7-27]. ISSN 00129658. DOI: 10.2307/194017
- \*BRANCELJ, A., KERNAN, M., JEPPESEN, E., RAUTIO, M., MANCA, M., ŠIŠKO, M., et al. (2009): Cladocera remains from the sediments of remote cold lakes: a study of 294 lakes across Europe. *Advances in Limnology*, **62**, 269–294.
- BRAUN, P., HLÍNOVÁ, I., KEDER, J., KOJANOVÁ, I., KRÝSL, S., MATOUŠKOVÁ, L. & MODLÍK, M. (2013): Příručka ochrany kvality ovzduší.

- Sdružení společností IREAS centrum, s.r.o., Praha a Vodní zdroje Ekomonitor spol. s r.o., Chrudim, 640 pp. ISBN: 978-80-86832-77-7. Dostupné z: [https://mpo.cz/assets/cz/prumysl/prumysl-a-zivotni-prostredi/ippc-integrovana-prevence-a-omezovani-znecistení/aktuality/2016/12/000-prirucka\\_OPLZZ\\_komplet-20140408.pdf](https://mpo.cz/assets/cz/prumysl/prumysl-a-zivotni-prostredi/ippc-integrovana-prevence-a-omezovani-znecistení/aktuality/2016/12/000-prirucka_OPLZZ_komplet-20140408.pdf)
- \*BRTEK, J. (1977): Anostraca, Notostraca, Conchostraca a Calanoida Slovenska. 2. časť. Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov., Bratislava, **23**, 117–150.
- BURNS, C. W. (1968): The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. Limnol. Oceanogr., **13**(4), 675–678.
- COSBY, B. J., WRIGHT, R. F., HORNBERGER, G. M. & GALLOWAY, J. N. (1985): Modeling the effects of acid deposition: estimation of long term water quality responses in a small forested catchment. Water Resour., **21**, 1591–1601.
- COTTENIE, K., MICHELS, E., NUYTTEN, N. & DE MEESTER, L. (2003): Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. Ecology, **84**(4), 991-1000. DOI: 10.1890/0012-9658(2003)084[0991:zmsrvl]2.0.co;2
- ČERVENKOVÁ, L. (2010): Fytoplankton tatranských ples: faktory ovlivňující druhové složení a biomasu. Diplomová práce. PřF UK. Praha. 123 pp.
- DE MEESTER, L., GÓMEZ, A., OKAMURA, B., & SCHWENK, K. (2002): The Monopolization Hypothesis and the dispersal–gene flow paradox in aquatic organisms. Acta Oecologica, **23**(3), 121–135. DOI: 10.1016/s1146-609x(02)01145-1
- \*DICKSON, W. (1978): Some effects of the acidification of Swedish lakes. Verh. Int. Verein. Limnol., **20**, 851–856.
- \*DICKSON, W. (1980): Properties of acidified waters. Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip., SNSF-project. Oslo, Norway, 75–83.
- DRISCOLL, C. T. (1985): Aluminum in Acidic Surface Waters: Chemistry, Transport, and Effects. Environmental Health Perspectives, **63**, 93. DOI:10.2307/3430034
- \*ERTL, M. (1963): Príspevok k poznaniu zimného zooplanktónu Štrbského plesa [Contribution to the knowledge of winter zooplankton of Štrbské pleso lake]. Biológia, Bratislava, **18**, 787–791.
- ERTL, M. & VRANOVSKÝ, M. (1964): Zooplanktón Popradského plesa [Zooplankton of Popradské pleso lake]. Biológia, Bratislava, **19**, 675–689.
- ERTL, M., JURIS, Š. & VRANOVSKÝ, M. (1965): K poznaniu planktónu Veľkého a Malého Hincovho plesa [To the knowledge of plankton of lakes Veľké-and Malé Hincovo pleso]. Zborník TANAP, **8**, 57–69.
- EPSKAMP, S. (2019): semPlot: Path Diagrams and Visual Analysis of Various SEM Packages' Output. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=semPlot>

- FOTT, J., STUHLÍK, E. & STUHLÍKOVÁ, Z. (1987): Acidification of lakes in Czechoslovakia. In: MOLDÁN, B. & PAČES, T. (eds.) Extended abstracts of the international workshop on geochemistry and monitoring in representative basins, ČGÚ, Praha, 77–79.
- FOTT, J., PRAŽÁKOVÁ, M., STUHLÍK, E. & STUHLÍKOVÁ, Z. (1994): Acidification of lakes in Šumava (Bohemia) and in the High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, **274**, 37–47.
- FRYER, G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.*, **254(795)**, 221–385.
- GADEK, B., SZUMNY, M. & SZYPUŁA, B. (2019): Classification of the Tatra Mountain lakes in terms of the duration of their ice cover (Poland and Slovakia). *Journal of Limnology*, **79(1)**. DOI:10.4081/jlimnol.2019.1920
- GALAS, J. & TOŃCZYK, G. (2020): Nature of Polish Tatra Lakes. In: KORZENIEWSKA, E. & HARNISZ, M. (eds.) Polish River Basins and Lakes – Part II. The Handbook of Environmental Chemistry, Springer, Cham., **87**, 413–430. Dostupné z: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-12139-6\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-12139-6_19)
- GALILI, T. (2015): dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*. DOI: 10.1093/bioinformatics/btv428
- \*GAZDA, S., BODIŠ, D. & VRANA, K. (1983a): Interakcie zrážkových vôd s pôdnym pokryvom. In: Zborník referátov zo IV. Celoštátneho hydrogeochemického seminára Hydrogeochemické problémy znečisťovania prírodných vôd, Bratislava, GÚDŠ, 81–88.
- \*GAZDA, S. & LOPAŠOVSKÝ, K. (1983b): Chemické zloženie zimných zrážok na území Slovenska. In: Zborník referátov zo IV. Celoštátneho hydrogeochemického seminára Hydrogeochemické problémy znečisťovania prírodných vôd, Bratislava, GÚDŠ, 63–71.
- GELMAN, A., HILL, J. & VEHTARI, A. (2020): Regression and Other Stories [online]. Cambridge University Press, [cit. 2021-7-27]. ISBN 9781139161879. DOI: 10.1017/9781139161879
- \*GLIWICZ, Z. M. (1963): Wpływ zarybienia na biocenozę jezior tatrzańskich. *Chrońmy Przyr. Ojcz.*, **5**, 27–35.
- GORDON, A. D., BREIMAN, L., FRIEDMAN, J. H., OLSHEN, R. A. & STONE, C. J. (1984): Classification and Regression Trees. *Biometrics* [online], **40(3)** [cit. 2021-7-27]. ISSN 0006341X. DOI: 10.2307/2530946
- \*GOREK, A. & KAHAN, Š. (1973): Prehľad geologického vývoja a stavby Vysokých Tatier [Review of the geological development and structure of the High Tatra Mountains]. *Zborník TANAP* **15**, 5–88.
- \*GRAHN, O., HULDBERG, H. & LANDNER, L. (1974): Oligotrofication – a self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances. *Ambio* **3**, 93–94.

- GRANADOS, I. & TORO, M. (2000): Recent warming in a high mountain lake (Laguna Cimera, Central Spain) inferred by means of fossil chironomids. *Journal of Limnology*, **59(1)**, 109–119.
- GREGOR, V. & PACL, J. (2005): Hydrológia tatranských jazier. *Acta Hydrologica Slovaca*, **6(1)**, 161–187.
- GUILLOT, G., ROUSSET, F. & HARMON, L. (2013): Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution* [online], **4(4)**, 336–344 [cit. 2021-7-27]. ISSN 2041210X. DOI: 10.1111/2041-210x.12018
- HARRELL, F. E. (2015): *Regression Modeling Strategies* [online]. Cham: Springer International Publishing, [cit. 2021-7-27]. Springer Series in Statistics. ISBN 978-3-319-19424-0. DOI: 10.1007/978-3-319-19425-7
- HAVEL, J. E. & SHURIN, J. B. (2004): Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **49(4)**, 1229–1238. DOI:10.4319/lo.2004.49.4\_part\_2.1229. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/3597949>
- HEBÁK, P., HUSTOPECKÝ, J. & MALÁ, I. (2005): *Vícerozměrné statistické metody* [2]. Praha: Informatorium. ISBN 80-7333-036-9.
- HEBÁK, P., HUSTOPECKÝ, J., PECÁKOVÁ, I., PLAŠIL, M., PRŮŠA, M., ŘEZANKOVÁ, H., VLACH, P. & SVOBODOVÁ, A. (2007): *Vícerozměrné statistické metody* [3]. Druhé doplněné vydání. Praha: Informatorium. ISBN 978-80-7333-001-9
- HELLIWELL, R. C., WRIGHT, R. F., JACKSON-BLAKE, L. A., FERRIER, R. C., AHERNE, J., COSBY, B. J., EVANS, CH. D., FORSIUS, M., HRUSKA, J., JENKINS, A., KRAM, P., KOPÁČEK, J., MAJER, V., MOLDAN, F., POSCH, M., POTTS, J. M., ROGORA, M. & SCHÖPP, W. (2014): Assessing Recovery from Acidification of European Surface Waters in the Year 2010: Evaluation of Projections Made with the MAGIC Model in 1995. *Environmental Science & Technology*, **48(22)**, 13280–13288. DOI:10.1021/es502533c
- \*HENRIKSEN, A. (1979): A simple approach for identifying and measuring acidification of freshwater. *Nature*, **278**, 542–545.
- HENRIKSEN, A. (1980): Acidification of freshwaters – a large scale titration. *Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip., SNSF-project*, 68–74.
- HOŘICKÁ, Z., STUHLÍK, E., HUDEC, I., ČERNÝ, M. & FOTT, J. (2006): Acidification and the structure of crustacean zooplankton in mountain lakes: The Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia, Bratislava*, **61(18)**, 121–S134.
- \*HRABĚ, S. (1939): Vodní Oligochaeta z Vysokých Tater. *Věst. Čs. Spol. Zool.*, **6-7**, 209–236.
- \*HRABĚ, S. (1940): Bentická zvířena tatranských jezer. *Sborník Klubu Přírodovědců v Brně*, **22**, 1–13 [In Czech].
- \*HRABĚ, S. (1942): O bentické zvířeně ve Vysokých Tatrách. *Bohemica*, **25**, 123–177 [In Czech].

- HRBÁČEK, J., BRTEK, J., VRANOVSKÝ, M. & ŠTĚRBA, O. (1974): Zooplanktón a význační zástupcovia niektorých skupín drobného vodného živočíšstva tatranských plies [Zooplankton and significant representatives of some groups of small water animals in Tatra lakes]. Zborník TANAP, **16**, 105–109.
- \*HRUŠKA, J. & KOPÁČEK, J. (2005): Kyselý déšť stále s námi, zdroje, mechanismy, účinky, minulosť a budúcnosť. Planeta, 24 pp. ISSN 1213-3393
- ILLYOVÁ, M. & BALÁŽI, P. (2004): Hydrobiologický determinační atlas. Konzumenty IV. Vírníky – *Rotifera*. Výskumný ústav vodného hospodárstva v Bratislave, 81 pp. ISBN 80-89062-34-2.
- JURAČKA, P. J., DECLERCK, S. A. J., VONDRÁK, D., BERAN, L., ČERNÝ, M., & PETRUSEK, A. (2015): A naturally heterogeneous landscape can effectively slow down the dispersal of aquatic microcrustaceans. *Oecologia*, **180**(3), 785–796. DOI: 10.1007/s00442-015-3501-5
- JURIŠ, Š., ERTL, M., ERTLOVÁ, E. & VRANOVSKÝ, M. (1965): Niektoré poznatky z hydrobiologického výskumu Popradského plesa [Some findings of the hydrobiological research of Popradské pleso lake]. Zborník TANAP, **8**, 33–44.
- KAHLE, D. & WICKHAM, H. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R Journal*, **5**(1), 144–161. URL <http://journal.r-project.org/archive/2013-1/kahle-wickham.pdf>
- KAPUSTA, J., HREŠKO, J., PETROVIČ, F., TOMKO-KRÁLO, D. & GALLIK, J. (2018): Water surface overgrowing of the Tatra's lakes. *Ekológia (Bratislava)*, **37**(1), 11–23. DOI: 10.2478/eko-2018-0002
- KASSAMBARA, A. (2019): ggcorrplot: Visualization of a Correlation Matrix using 'ggplot2'. R package version 0.1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=ggcorrplot>
- KNESLOVÁ, P., DARGOCKÁ, J. & STUHLÍK, E. (1997): Zooplankton osmi různě acidifikovaných ples ve Vysokých Tatrách. Štúdie o Tatranskom národnom parku, **2**(35), 123–134.
- KOPÁČEK, J. & STUHLÍK, E. (1994): Chemical characteristics of lakes in the High Tatra Mountains, Slovakia. *Hydrobiologia*, **274**, 49–56.
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E., VYHNÁLEK, V. & ZÁVODSKÝ, D. (1996): Concentration of nutrients in selected lakes in the High Tatra Mountains, Slovakia: effect of season and watershed. *Hydrobiologia*, **319**(1), 47–55. DOI: 10.1007/bf00020970
- KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., STUHLÍK, E., FOTT, J. & VESELÝ, J. (1998): Reversibility of acidification of mountain lakes after reduction in nitrogen and sulphur emissions in Central Europe. *Limnol. Oceanogr.*, **43**(2), 357–361.
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E., STRAŠKRABOVÁ, V. & PŠENÁKOVÁ, P. (2000): Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biol.*, **43**, 369–383.

- KOPÁČEK, J., VESELÝ, J. & STUHLÍK, E. (2001): Sulphur and nitrogen fluxes and budgets in the Bohemian Forest and Tatra Mountains during the Industrial Revolution (1850–2000). *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, **5**, 391–405.
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E., VESELÝ, J., SCHAUMBURG, J., ANDERSON, I. C., FOTT, J., HEJZLAR, J. & VRBA, J. (2002): Hysteresis in reversal of Central European mountain lakes from atmospheric acidification. *Water Air Soil Pollut., Focus*, **2**: 91–114.
- \*KOPÁČEK, J., COSBY, B. J., MAJER, V., STUHLÍK, E. & VESELÝ, J. (2003): Modelling reversibility of Central European mountain lakes from acidification: Part II – The Tatra Mountains. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, **7**, 510–524.
- KOPÁČEK, J., HARDEKOPF, D., MAJER, M., PŠENÁKOVÁ, P., STUHLÍK, E. & VESELÝ, J. (2004a): Response of alpine lakes and soils to changes in acid deposition: the MAGIC model applied to the Tatra Mountain region, Slovakia-Poland. *J. Limnol.*, **63**, 143–156.
- KOPÁČEK, J., KAŇA, J., ŠANTRŮČKOVÁ, H., PICEK, T. & STUHLÍK, E. (2004b): Chemical and biochemical characteristics of alpine soils in the Tatra Mountains and their correlation with lake water quality. *Water Air Soil Poll.*, **153**, 307–327.
- KOPÁČEK, J. & VESELÝ, J. (2005): Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*. **39**, 2179–2188. DOI: 10.1016/j.atmosenv.2005.01.002
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E., & WRIGHT, R. F. (2005): Long-term trends and spatial variability in nitrate leaching from alpine catchment-lake ecosystems in the Tatra Mountains (Slovakia–Poland). *Environmental Pollution*, **136(1)**, 89–101. DOI: 10.1016/j.envpol.2004.12.012
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E. & HARDEKOPF, D. (2006a): Chemical composition of the Tatra Mountain lakes: Recovery from acidification. *Biologia, Bratislava*, **61(18)**, 21–33.
- KOPÁČEK, J., KAŇA, J. & ŠANTRŮČKOVÁ, H. (2006b): Pools and composition of soils in the alpine zone of the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava*, **61(18)**, 35–49.
- KOPÁČEK, J., BIČÁROVÁ, S., HEJZLAR, J., HYNŠTOVÁ, M., KAŇA, J., MITOŠINKOVÁ, M., PORCAL, P., STUHLÍK, E. & TUREK, J. (2015): Catchment biogeochemistry modifies long-term effects of acidic deposition on chemistry of mountain lakes. *Biogeochemistry*, **125**, 315–335. DOI: 10.1007/s10533-015-0127-y
- KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., KAŇA, J., NORTON, S. A., & STUHLÍK, E. (2015a): Effects of Acidic Deposition on in-Lake Phosphorus Availability: A Lesson from Lakes Recovering from Acidification. *Environmental Science & Technology*, **49(5)**, 2895–2903. DOI: 10.1021/es5058743
- KOPÁČEK, J., KAŇA, J., BIČÁROVÁ, S., FERNANDEZ, I. J., HEJZLAR, J., KAHOUNOVÁ, M., NORTON, S. J. & STUHLÍK, E. (2017): Climate

Change Increasing Calcium and Magnesium Leaching from Granitic Alpine Catchments. *Environmental Science & Technology*, **51**(1), 159–166. DOI: 10.1021/acs.est.6b03575

- KOPÁČEK, J., KAŇA, J., BIČÁROVÁ, S., BRAHNEY, J., NAVRÁTIL, T., NORTON, S. A., PORCAL, P. & STUHLÍK, E. (2019): Climate change accelerates recovery of the Tatra Mountain lakes from acidification and increases their nutrient and chlorophyll a concentrations. *Aquatic Sciences*. **81**, 70. DOI: 10.1007/s00027-019-0667-7
- KOŘÍNEK, V. (2005): Dichotomický klíč perlooček (*Cladocera*) České republiky. [Nepublikováno].
- KŘEČEK, J., TUREK, J., LJUNGREN, E., STUHLÍK, E. & ŠPORKA, F. (2006): Hydrological processes in small catchments of mountain headwater lakes: The Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava* 61, Suppl. **18**, 1–10.
- \*KŘEČEK, J., PALÁN, L. & STUHLÍK, E. (2019): Impacts of land use policy on the recovery of mountain catchments from acidification. *Land Use Policy*. **80**, 439–448.
- \*LAJCZAK, A. (1996): Hydrologia. In: MIREK, Z., GLOWACIŃSKI, Z., KLIMEK, K. & PIEKOŠ-MIRKOWA H. (eds.), *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego, Tatrzański Park Narodowy, Zakopane-Kraków, Poland*, 169–196.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (2012): *Numerical ecology*. Third English edition. Amsterdam: Elsevier. ISBN 9780444538680.
- LITYŃSKI, A. (1913): Revision der Cladocerenfauna der Tatra-Seen. I. Teil Daphnidae. *Bull. de l'Acad. des Sci. de Cracovie, Cl. des Sci. Mnth. et Nat., Ser. B: Sci. Nat.*: 566–623, fig. 54–58, Kraków.
- LITYŃSKI, A. (1917): Jeziora tatrzańskie i zamieszkująca je fauna wioślarek. *Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Umiejęt., Kraków* **51**, 1–88.
- \*LITYŃSKI, A. (1923): Étude critique sur la répartition des Cladocères dans le Tatra. *Ann. de Biol. Lacustre, Bruxelles*, **11**, 241–278.
- \*LOWNDES, A.G. (1952): Hydrogen ion concentration and the distribution of freshwater Entomostraca. *Am. Mag. Nat. Hist.*, **12** (5), 58–65.
- MAECHLER, M., ROUSSEUW, P., STRUYF, A., HUBERT, M. & HORNIK, K. (2021): *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.1.2.
- MANTEL, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, (2), 209–20. PMID: 6018555
- MASCLAUX, H., BEC, A., KAINZ, M. J., DESVILETTES, C., JOUVE, L. & BOURDIER, G. (2009): Combined effects of food quality and temperature on somatic growth and reproduction of two freshwater cladocerans. *Limnol. Oceanogr.*, **54**(4), 1323–1332.



- MINKIEWICZ, S. (1914): Przegląd fauny jezior tatrzańskich. Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Umiejęt., Krakow, **48**, 1–26, Tabs 1–5.
- MINKIEWICZ, S. (1917): Die Crustaceen der Tatrseen. Eine physiographisch-faunistische Skizze. Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences des Cracovie, Cl. Sci. Math. et Natur., 262–278.
- MORAN, P. A. P. (1950): Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika* [online]. **37(1/2)** [cit. 2021-7-27]. ISSN 00063444. DOI: 10.2307/2332142
- MURTAGH, F. & LEGENDRE, P. (2014): Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? *Journal of Classification* [online]. **31(3)**, 274–295 [cit. 2021-7-27]. ISSN 0176-4268. DOI: 10.1007/s00357-014-9161-z
- \*NEMČOK, J., BEZÁK, V., JANÁK, M., KAHAN, Š., RYJA, W., KOHÚT, M., LEHOTSKÝ, I., WIECZOREK, J., ZELMAN, J., MELLO, J., HALOUZKA, R., RACZKOWSKI, W. & REICHWALDER, P. (1993): Vysvetlivky ku geologickej mape Tatier [Explanation of the Geological map of the Tatra Mountains]. Geologický ústav Dionýza Štúra, Bratislava, 135 pp.
- \*NILLSSEN, J. P., OSTDAHL, T. & POTTS, W. T. M. (1984): Species replacements in acidified lakes: Physiology, predation or competition? *Nat. Swed. Board of Fish., Inst. of Freshw. Research Drottningholm, Lund.* **61**, 148–153.
- NOVÁKOVÁ, M. (2009): Hliník v povodí šumavských jezer – mobilita, toxicita a možnosti stanovení. Bakalářská práce. PřF JU. České Budějovice. 41 pp.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, GAVIN L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H., SZOECS, E. & WAGNER, H. (2020): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- PARADIS, E. & SCHLIEP, K. (2019): ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* **35**, 526–528.
- PETRUSEK, A., ČERNÝ, M., MERGEAY, J. & SCHWENK, K. (2007): *Daphnia* in the Tatra Mountain lakes: multiple colonisation and hidden species diversity revealed by molecular markers. *Fundamental and Applied Limnology*, **169(4)**, 279–291. DOI: 10.1127/1863-9135/2007/0169-0279
- PINEL-ALLOUL, B., NIYONSENGA, T. & LEGENDRE, P. (1995): Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Écoscience*, **2(1)**, 1–19. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/42902343>
- PŘIKRYL I. & BLÁHA M. (2007): Klíče středoevropských *Cyclopidae* a *Diaptomidae* (bez druhů podzemních vod). [Nepublikováno].
- PTAK, M., WRZESIŃSKI, D. & CHOIŃSKI, A. (2017): Long-term changes in the hydrological regime of high mountain Lake Morskie Oko (Tatra Mountains, Central Europe). *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, **65(2)**, 146–153. DOI: 10.1515/johh-2017-0005

- R CORE TEAM (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- RAICHE, G. & MAGIS, D. M. (2020): nFactors: Parallel Analysis and Other Non Graphical Solutions to the Cattell Scree Test. R package version 2.4.1. <https://CRAN.R-project.org/package=nFactors>
- \*REYNOLDS, C. S. (2006): The Ecology of Phytoplankton. Cambridge University Press, 552 pp.
- ROZKOŠNÝ, R. (ed.) (1980): Klíč vodních larev hmyzu. Academia, Praha, 521 pp.
- SACHEROVÁ, V., KRŠKOVÁ, R., STUHLÍK, E., HOŘICKÁ, Z., HUDEC, I. & FOTT, J. (2006): Long-term change of littoral Cladocera in the Tatra Mountain lakes through a major acidification event. *Biologia, Bratislava*, **61(18)**, 109–119.
- \*SEIP, H. M. (1980): Acidification of freshwater – sources and mechanism. *Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip., SNSF-project*, 358–366.
- SHURIN, J. B. (2000): Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology*, **81(11)**, 3074–3086.
- SINCLAIR, J. S., ARNOTT, S. E., NELSON, W. A. & BROUGHAM, K. B. (2020): Consistent and transient drivers of freshwater zooplankton communities. *Journal of Biogeography*, **48**, 811–822. DOI: 10.1111/jbi.14039
- SKÁLA, I. (2015): Zooplankton community composition of high mountain lakes in the Tatra Mts., the Alps in North Tyrol, and Scotland: relationship to pH, depth, organic carbon, and chlorophyll-a concentration. *Acta Mus. Siles. Sci. Natur.*, **64**, 175–189. DOI: 10.1515/cszma-2015-0025
- SLOWIKOWSKI, K. (2021): ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'. R package version 0.9.1. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>
- \*STANGENBERG, M. (1938): Zur Hydrochemie der Tatraseen. *Verh. Int. Verein. Theoret. Angew. Limnol.*, **8**, 211–220.
- \*STRAŠKRABOVÁ V. & ŠIMEK K. (1988): Measurement of biomass and activity in relation to structure and function of microbial communities in plankton. *Archiv für Hydrobiologie, Beihefte, Ergebnisse der Limnol*, **31**, 55–60.
- STUHLÍK, E., STUHLÍKOVÁ, Z., FOTT, J., RŮŽIČKA, L. & VRBA, J. (1985): Vliv kyselých srážek na vody na území Tatranského národního parku. [Effect of acid precipitation on waters of the TANAP territory]. *Zborník TANAP*, **26**, 173–211.
- STUHLÍK, E., APPLEBY, P., BITUŠÍK, P., CURTIS, C., FOTT, J., KOPÁČEK, J., PRAŽÁKOVÁ, M., ROSE, N., STRUNECKÝ, O. & WRIGHT, R. F. (2002): Reconstruction of long-term changes in lake water chemistry, zooplankton and benthos of a small, acidified high-mountain lake: MAGIC modelling and palaeolimnological analysis. *Water Air Soil Poll., Focus* **2**, 127–138.

- \*STUHLÍK, E. (2003): Vliv acidifikace na ekosystémy horských jezer (komentář k výsledkům 25 let výzkumných prací v Tatrách). Habilitační práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha: 57 pp.
- STUHLÍK, E., KOPÁČEK, J., FOTT, J. & HOŘICKÁ, Z. (2006): Chemical composition of the Tatra Mountain lakes: Response to acidification. *Biologia*, Bratislava, **61(18)**, 11–20.
- STUHLÍK, E., BITUŠÍK, P., HARDEKOPF, D. W., HOŘICKÁ, Z., KAHOUNOVÁ, M., TÁTOŠOVÁ, J., VONDRÁK, D. & DOČKALOVÁ, K. (2017): Complexity in the Biological Recovery of Tatra Mountain Lakes from Acidification. *Water Air Soil Poll.*, **228(184)**. DOI: 10.1007/s11270-017-3362-0
- ŠIMKOVÁ, P. (2012): Formy hliníku v acidifikovaných povrchových vodách – toxicita a trendy. Diplomová práce. PřF UK. Praha. 74 pp.
- ŠPORKA, F., LIVINGSTONE, D., STUHLÍK, E., TUREK, J., & GALAS, J. (2006): Water temperatures and ice cover in lakes of the Tatra Mountains. *Biologia*, **61(18)**. DOI: 10.2478/s11756-006-0121-x
- ŠRÁMEK-HUŠEK, R. (1953): Naši klanonožci. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 64 pp.
- ŠRÁMEK-HUŠEK, R., STRAŠKRABA M. & BRTEK J. (1962): Fauna ČSSR. Svazek 16. Lupenonožci – *Branchiopoda*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 470 pp.
- ŠTEFKOVÁ, E. & ŠPORKA, F. (2001): Long-term ecological research of high mountain lakes in the High Tatras (Slovakia). *Ekológia*, Bratislava, **20 (2)**, 101–106.
- ŠTENCLOVÁ, R. (2007): Vliv procesu zotavení z acidifikace na změny druhového složení zooplanktonu tatranských jezer. Diplomová práce. PřF UK. Praha. 58 pp.
- TER BRAAK, C. J. F. (1986): Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* [online]. **67(5)**, 1167–1179 [cit. 2021-7-27]. ISSN 00129658. DOI: 10.2307/1938672
- TER BRAAK, C. J. F., PERES-NETO, P. & DRAY, S. (2017): A critical issue in model-based inference for studying trait-based community assembly and a solution. *PeerJ* [online]. **5** [cit. 2021-7-27]. ISSN 2167-8359. DOI: 10.7717/peerj.2885
- THERNEAU, T. & ATKINSON, B. (2019): rpart: Recursive Partitioning and Regression Trees. R package version 4.1–15. <https://CRAN.R-project.org/package=rpart>
- \* THRELKELD, S. T. (1981): The recolonization of Lake Tahoe by *Bosmina longirostris* – evaluating the importance of reduced *Mysis relicta* population. *Limnol. Oceanogr.* **26**, 433–444.
- \*TOMLAIN, J. (1985): Mapping evapotranspiration on the territory of Slovakia for 1951–1980. *Met. Bull.*, **38**, 140–145.

- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. (2002): *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- \*VOLOŠČUK, I. (ed.) (1994): *Tatranský národný park [Tatra National Park]*. Gradus, Slovakia, 551 pp.
- VRANOVSKÝ, M., KRNO, I., ŠPORKA, F. & TOMAJKA, J. (1994): The effect of anthropogenic acidification on the hydrofauna of the lakes of the West Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, **274**, 163–170.
- VRBA, J. & RULÍK, M. (2017): *PADESÁT LET LIMNOSPOLU aneb kapitoly z historie české a slovenské limnologie*. Limnologické noviny, 179 pp. ISSN 1212–2920.
- WANG, Y., NAUMANN, U., EDELBUETTEL, D., WILSHIRE, J. & WARTON, D. (2021): *mvabund: Statistical Methods for Analysing Multivariate Abundance Data*. R package version 4.1.12. <https://CRAN.R-project.org/package=mvabund>
- WARTON, D. I., WRIGHT, S. T. & WANG, Y. (2012): Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution* [online]. **3**(1), 89–101 [cit. 2021-7-27]. ISSN 2041210X. Dostupné z: [doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00127x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00127x)
- \*WHITESIDE, M. C. (1974): Chydorid (Cladocera) ecology: seasonal patterns and abundance of populations in Elk Lake, Minnesota. *Ecology*, **55**, 538–550.
- WICKHAM, H. (2007): Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*, **21**(12).
- WICKHAM, H. (2016): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- WICKHAM ET AL. (2019): Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, **4**(43), 1686, <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- WICKHAM, H. & JENNIFER, B. (2019): *readxl: Read Excel Files*. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>
- WILLIAMS, G. J. (2011): *Data Mining with Rattle and R: The Art of Excavating Data for Knowledge Discovery, Use R!*, Springer.
- WOŹNICZKA, K. (1965): The zooplankton of the Valley of the Five Polish lakes in the Tatra Mountains. In: STARMACH, K. (ed.) *Limnological investigations in the Tatra Mountains and Dunajec River Basin*, Kom. Zagosp. Ziemi górsk., Zeszyt, Polish Academy of Sciences, Kraków. **11**, 19–31.

# PŘÍLOHY

**Příloha I.** Seznam všech 90 studovaných tatranských ples s jejich kódy

**Příloha II.** Seznam všech druhů zooplanktonu 90 studovaných tatranských ples

**Příloha III.** Shluky jezer A, B, C, D

**Příloha IV.** Fotografie vybraných druhů tatranského zooplanktonu